Pr 3966

HALIOTIS

VOL. 20
1990

issn 0397.765 x

SOCIETE FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE
DE MALACOLOGIE

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle compte 400 membres français et étrangers. Son but est d'encourager toute étude concernant les mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires français ou étrangers. L'association est dirigée par un conseil d'administration de dix membres élus pour trois années par l'assemblée générale ordinaire.

La Société édite une revue scientifique annuelle, *"Haliotis"* ,qui est dotée d'un comité de lecture international et qui est indexée par le Bulletin signalétique du Cnrs, Zoological Record et Referativniy Zhurnal. Les anciens numéros de *"Haliotis"* sont en vente au siège de la société.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le conseil d'administration (se renseigner au siège de la société). Le montant annuel de la cotisation est de 200 F pour les personnes physiques (100 F pour les étudiants), 280 F pour les personnes morales (laboratoires, bibliothèques, librairies, sociétés...).

Chaque membre de la société reçoit : la revue *"Haliotis"*, des notes d'information et des circulaires bibliographiques.

Siège : Laboratoire de malacologie, Museum national d'histoire naturelle, 55 rue de Buffon - 75005 Paris

CONSEIL D'ADMINISTRATION

POUR 1989

Président
Nardo Vicente, professeur, Marseille

Vice-président
Eve Boucaud-Camou, professeur, Caen

Trésorier
Bernard Métivier, maître de conférences, Paris

Secrétaire général
Claude Poizat, maître de conférences, Marseille

Secrétaire adjointe
Anne-Marie Réal-Testud, assistante, Paris

Autres membres du conseil
P.M. Arnaud, (Marseille ; P. Bouchet (Paris)
A. Bodoy (La Tremblade) ; J. Daguzan (Rennes)
J.M. Dewarumez (Wimereux)

Membres étrangers invités
A. Bebbington (Angleterre) ; M. Kuiper (Hollande)
M. Poulicek (Belgique)

fondation océanographique
RICARD

eram

R3966

Vingtième anniversaire
de la Société française de malacologie

GRAND FORUM DE LA MALACOLOGIE

et

Symposium international d'écophysiologie des mollusques

du 16 au 21 octobre 1989
Ile des Embiez - Var - France

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

COMITE D'HONNEUR

François Kourilsky
Directeur du Centre national de la recherche scientifique

Pierre Papon
Président-directeur général de l'IFREMER

Philippe Estève
Maire de Six-Fours-les-Plages

Daniel Colin
Adjoint au Maire de Toulon
Député du Var

Andrée Heymonet
Ajoint au Maire de Toulon
Présidente de l'Office régional de la mer

Paul Ricard
Président fondateur de la Fondation océanographique Ricard

Jean-Marie Laborde
Président-directeur général de la société Ricard

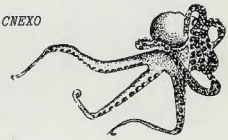
Jean-Pierre Peyret
Président de la Fondation océanographique Ricard

Jean Dorst
Membre de l'Académie des Sciences

Yves La Prairie
Ancien président-directeur général du CNEXO
Ecrivain

Christian Pétron
Cinéaste sous-marin

Bernard Clavel
Ecrivain



COMITE D'ORGANISATION

Pr Nardo Vicente
Président

Michèle Duron
Vice-présidente

Claude Cayol
Vice-président

Claude Poizat
Secrétaire général

Patrick Arnaud - Monique Henry - André Ségui

Christian Frasson - Michel Ledoyer - Patrick Lelong
Yvan Martin - Michèle Préleur - Alain Riva - Stéphen Baghdiguian

Nous remercions :

. la Faculté des sciences et techniques de Marseille-St-Jérôme,
. la mairie de Six-Fours-les-Plages (Var),
. le Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur,
. la Société nationale Elf Aquitaine,
. l'IFREMER,
. la Fondation océanographique Ricard et la société Ricard,

qui participent au financement et à l'organisation de cette manifestation.

LES PATRONAGES

- IFREMER
- C.N.R.S.
- Ministère de la Recherche et de la Technologie
- Ministère de la Culture et de la Communication
- Direction interrégionale des Affaires maritimes
- Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur
- Municipalité de Six-Fours-les-Plages
- Conseil général du Var

Les congressistes réunis autour de leur président, le Pr Nardo Vicente, devant la salle Marcel Pagnol, à l'île des Embiez.

S O M M A I R E

Ouverture du Grand forum de la malacologie par le Président de la Société française de malacologie..... 9-13

Programme..... 14-20

Participants..... 21-30

ARTICLES ORIGINAUX

SACCHI C.F.
Observations sur le cycle biotique de Theba pisana (Müller) Gastropoda Pulmonata, en Europe et en Australie..... 31-40

LABOREL-DEGUEN F. et LABOREL J.
Nouvelles données sur la Patelle géante Patella ferruginea Gmelin en Méditerranée
I : Statut, répartition et étude des populations..... 41-54

LABOREL-DEGUEN F. et LABOREL J.
Nouvelles données sur la Patelle géante Patella ferruginea Gmelin en Méditerranée
II : Ecologie, biologie reproduction..... 55-62

RANCUREL P.
Collecte de Nautilus (Cephalopoda, Nautiloidea) aux îles Chesterfield. Pacifique sud
Extension de l'aire de distribution de Nautilus macromphalus Sowerby..... 63-70

RANCUREL P.
Contribution à la connaissance de la répartition bathymétrique de Nautilus macromphalus Sowerby..... 71-81

DE GAULEJAC B. et VICENTE N.
Ecologie de Pinna nobilis (L.) mollusque bivalve sur les côtes de Corse. Essais de transplantation et expériences en milieu contrôlé..... 83-100

LE PENNEC M., PAULET Y.M., DORANGE G., GUEGUEN F. et COCHARD J.C.
Relations entre le contenu lipidique des ovocytes de Pecten maximus (mollusque bivalve) et les performances des larves en élevage..... 101-113

DJEDIAT C. et BOUKROUFA F.
Reproduction comparée de Perna perna (L.) et de Mytilus galloprovincialis (Lmk) sur la côte algéroise..... 115-127

GIMAZANE J.P., LAGAND N. et LUBET P.
Pression de prédation exercée par le Gastéropode Nucella lapillus L. sur les élevages de moules de la côte ouest du Cotentin..... 129-141

RAZET D., HERAL M., PROU J., LEGRAND J. et SORNIN J.M.
Variations des productions de biodépôts (Fèces et pseudofèces) de l'huître Crassostrea gigas dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron..... 143-161

BAGHDIGUIAN S., VICENTE N. et HENRY M.
Aspects cytologiques particuliers et présence de lamelles annelées dans les cellules somatiques et germinales de mollusques bivalves..... 163-177

CHASSARD-BOUCHAUD C., HUBERT M. et BLANCHARD O.
Bivalves des sources hydrothermales profondes et des zones de subduction. Analyse élémentaire à l'échelle subcellulaire..... 179-190

NOTE BREVE

ROBERT R., ARTIGUENAVE F. et PARRA M.
Prédation de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum par le baliste Balistes capricus..... 191-193

POSTERS

HENRY M., AUFFRET M. et BOUCAU-CAMOU E.
Aspects ultrastructuraux et fonctionnels des hémocytes de quatre familles de Bivalves (Ostreidae, Veneridae, Mytilidae, Pectinidae)..... 195-196

HENRY M., BOUCAUD-CAMOU E., DONADEY C. et SARREMEJEANNE M.
Ultrastructure et cytochimie des cellules stomacales du mollusque Bivalve Pecten maximus L..... 197-198

NOTICE NECROLOGIQUE

A la mémoire d'Eveline du Bois-Reymond Marcus, par Claude-Henri Poizat et Nardo Vicente..... 199-206

OUVERTURE DU FORUM

PAR LE PRESIDENT DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE :

Pr Nardo VICENTE

Chers collègues, chers amis,
mesdames, messieurs,

Je suis heureux de vous accueillir pour le 20e anniversaire de notre Société française de Malacologie sur l'île des Embiez, siège de la Fondation océanographique Ricard, et dans cette magnifique salle polyvalente qui sent bon la Provence puisqu'elle porte le nom de salle Marcel Pagnol. Toutes les activités de notre Forum s'y dérouleront.

La Société française de Malacologie a atteint sa majorité, je suis particulièrement comblé d'en être son président, l'année même de ses vingt ans. Et ma joie est immense d'apercevoir dans la salle tous mes amis, tous ceux qui la portèrent sur les fonds baptismaux : les professeurs Lubet, Lucas, Tardy, Vovelle qui nous ont fait l'amitié d'être présents aujourd'hui. Ils doivent être fiers de leur enfant qui a grandi en sagesse et dont l'éducation a été suivie depuis ses premiers pas par de nombreux précepteurs : Streiff, Sabat, Gaillard, Le Gall, Chevallier et les plus jeunes : Daguzan, Bouchet, Poizat, Le Pennec, Anne-Marie Real-Testud, Bodoy ; et j'en oublie certainement, qu'ils m'en excusent.

Mais rien n'aurait pu être fait sans notre grand et fidèle argentier : Bernard Métivier qui est là lui aussi.

Depuis ses débuts donc, les activités de la S.F.M. ont été nombreuses, elle a sillonné toutes les grandes villes universitaires de France, y organisant chaque année son colloque, et tous les quatre ans un congrès.

Elle a créé son organe de communication : "Haliotis" que j'ai pris en charge à la Faculté des sciences de Saint-Jérôme depuis 1975, mais comme sa gestion devenait assez lourde à cause du manque de bras à l'imprimerie de Saint-Jérôme, Claude Poizat m'a rejoint pour la gérance de notre revue et je dois dire que depuis deux ou trois ans, il fait l'essentiel du travail.

Sous l'impulsion des plus jeunes membres de la S.F.M., "Haliotis" a changé de visage, il est devenu plus moderne et plus dans les normes internationales. Il est indispensable qu'il s'aligne sur les grandes revues scientifiques tout en gardant sa spécificité qui est de traduire les activités annuelles de notre société. Dans ce domaine, le but est atteint.

Cette année étant une année exceptionnelle, nous nous retrouvons pour la troisième fois en treize ans sur l'Île des Embiez, paradis de la détente, des loisirs marins et des sports nautiques.

La S.F.M. ne pouvait rêver plus bel endroit pour son anniversaire. Si l'on a fêté un peu partout en France cette année le bicentenaire de la Révolution, nous nous devions, nous, de fêter dignement le bi-décennaire de notre société.

Et pour que cette fête soit celle de tous ceux qui s'intéressent aux mollusques, j'ai pensé qu'il était bon que la société s'ouvre, qu'elle renonce enfin à sa virginité étroitement scientifique. Le monde et la science évoluent. Nous n'en sommes plus au temps où les sciences n'appartenaient qu'à une élite et faisait l'objet de discussions savantes ou prétendues telles, dans les grands salons de l'aristocratie.

Aujourd'hui, tout le monde est concerné par l'avancement des sciences et toutes les nations mettent un point d'honneur à miser sur le transfert des connaissances en créant des centres de la culture scientifique et technique, des clubs, des centres de prestige (voir la Villette).

Le chercheur ne peut plus, ne doit plus rester enfermé dans sa tour d'ivoire, il doit aller au devant du public, lui faire partager son savoir.

C'est pour toutes ces raisons que nous avons voulu que ce vingtième anniversaire soit l'occasion d'un Grand Forum, réunissant des scientifiques bien sûr, mais aussi les collectionneurs de coquillages qui font si bien avancer la connaissance de la malacologie et qui détiennent souvent de véritables trésors. Certains d'entre eux pourront être admirés dans les vitrines tout autour de cette salle.

Les professionnels de la conchyliculture qui mettent en application les résultats de notre recherche sur le terrain, à des fins économiques, y ajoutant toutes leurs connaissances pragmatiques et leurs tours de main particuliers qui permettent de nous fournir des produits de qualité. Cela ne va pas sans un travail énorme, souvent ingrat que nous nous devons de soutenir.

Nous pourrons dialoguer avec eux au cours de deux tables rondes : scientifiques-collectionneurs, scientifiques-professionnels, jeudi et vendredi prochains.

La malacologie a beaucoup évolué depuis l'Antiquité, les connaissances se sont accumulées, et j'ai pensé qu'il était bon que la S.F.M. fasse le point de toutes ces connaissances, sous forme de conférences s'adressant au plus grand nombre. C'est pour cela que sous le titre : "20 ans de malacologie", certains parmi nous, vous retraceront le panorama et la vie des mollusques depuis leurs origines jusqu'à nos jours, en une quinzaine de conférences qui s'échelonneront tout au long de la semaine.

Nous aurons ainsi la possibilité d'accueillir dans cette salle le public et notamment les étudiants et les scolaires.

Ouverture donc, ce mot est très à la mode, mais les enseignants que nous sommes ne la pratiquent-ils pas depuis toujours ? La Fondation océanographique Ricard la pratique, elle, depuis qu'elle existe, diffusant la connaissance scientifique au cours de cycles de conférences, grâce à son musée et son aquarium, et grâce à ses publications de tous niveaux.

De nombreux amis de la Fondation nous ont rejoints pour cette manifestation, ils figurent dans notre Comité d'honneur et assisteront à nos activités en fonction de leur disponibilité.

Les grands directeurs du Cnrs et de l'Ifremer, M. Kourilsky et M. Papon, pris par leurs très hautes fonctions, ne pourront, bien sûr, être des nôtres, mais je les remercie chaleureusement d'avoir accepté de patronner notre manifestation.

M. Paul Ricard, a qui nous devons la Fondation océanographique qui porte son nom, et cette salle où nous nous trouvons, nous accueille une fois de plus. Il est très attentif à nos activités et nous aurons le plaisir de le rencontrer à diverses reprises sur son merveilleux domaine : l'île des Embiez.

M. Jean-Marie Laborde, président-directeur général de la société Ricard, notre mécène, par qui la Fondation peut exister, nous offre le repas de fin de Forum et je l'espère sera des nôtres à cette occasion, mais nous serons sûrs en tout cas de compter parmi nous notre président, M. Jean-Pierre Peyret, qui veille aux destinées de la Fondation.

De même que notre ami, M. Philippe Estève, maire de la commune de Six-Fours-les-Plages dont dépend l'île des Embiez, qui nous est toujours fidèle depuis que nous organisons nos manifestations ici, qui nous aide et qui nous accueille avec toujours beaucoup de gentillesse et de simplicité à la maison du Patrimoine.

Le Conseil régional, qui nous aide également, sera représenté par M. Daniel Colin, adjoint au maire de Toulon, un vieil ami avec qui j'ai pu parler de sciences et de milieu marin lors de longues randonnées cyclotouristes, et Mme Heymonet, grande amie de la Fondation et qui est présidente de l'Office régional de la Mer.

Et puis, je le disais tout à l'heure, la science et la culture étant intimement liées, j'ai pensé que l'une et l'autre devaient être représentées par des noms prestigieux, des personnes que j'admire et que j'aime : Jean Dorst, éminent naturaliste, grand humaniste, membre de l'Académie des sciences et membre du comité d'honneur de la Fondation océanographique Ricard ; Yves La Prairie, également membre de ce comité d'honneur, mais aussi premier directeur du Cnexo à sa création, ancien officier de marine; mais comme tous les gens de mer sont des poètes, il est devenu aujourd'hui, alors qu'il s'est éloigné des clameurs de la vie active, un merveilleux écrivain.

Et puisque j'aborde ce volet de la littérature, je ne pouvais rêver meilleur témoin de nos activités que celui qui est sans doute l'écrivain le plus populaire de notre pays, au sens etymologique du terme, celui qui sait merveilleusement exprimer les émotions des âmes simples, qui a campé des personnages bouleversants de tendresse et de générosité, et qui sait communiquer les grands mouvements de la nature, ses splendeurs et ses secrets, je veux parler bien sûr de Bernard Clavel, prix Goncourt pour "Les Fruits de l'hiver", dont la production est immense et qui écrivait en 1975 : "J'ai rencontré à la Fondation océanographique Ricard des scientifiques qui m'ont parlé en poètes..."

Et puis, si certains expriment par la plume tous leurs sentiments et leurs passions, d'autres le font par l'image. C'est le cas de Christian Pétron, le meilleur cinéaste sous-marin de notre pays, qui a toujours travaillé avec les scientifiques, produit de nombreux documentaires animaliers pour la télévision, et notamment : "Les animaux du monde". Vous aurez l'occasion d'en admirer quelques-uns qui concernent les mollusques.

Il est mieux connu aujourd'hui du grand public grâce aux images du "Grand bleu" qui nous ont enchanté. Il ne sera pas près de nous, car il tourne quelque part dans le Pacifique, mais sera représenté par son épouse Jacqueline au banquet de clôture.

Je remercie en bloc tout le comité d'organisation qui m'a aidé et plus particulièrement C. Frasson, A. Riva et S. Baghdiguian. Les deux vice-présidents de ce comité illustrent parfaitement l'ouverture de ce Forum : Mme Michèle Duron, directeur du Muséum d'histoire naturelle de Marseille, qui représente les collectionneurs, et M. Claude Cayol, conchyliculteur de notre région, qui représente la profession. A tous un grand merci.

Et comme ce Forum doit être une fête, nous aurons une soirée musicale mercredi 18 qui sera animée par le fantastique "Big Band", de la Musique des équipages de la flotte.

Et puis le temps le permettant, je vous recommande de profiter du charme de l'Île des Embiez, l'un des joyaux de la Méditerranée, encore bien préservé grâce à Paul Ricard, où vous trouverez des criques accueillantes où vous pourrez vous plonger dans une eau transparente.

Que la fête commence, et elle va débuter par les premières conférences "20 ans de malacologie", cet après-midi.

Demain les choses seront plus sérieuses encore avec l'ouverture du symposium "Ecophysiologie des mollusques", avec des communications scientifiques qui relatent le travail de fourmis des chercheurs dont les résultats permettent ensuite de préparer les conférences que vous allez pouvoir écouter. Et croyez bien que c'est l'exercice le plus difficile pour un scientifique qui est plus à l'aise parmi ses pairs que face au grand public. Mais il se doit de pratiquer cette mutation afin de faire partager son savoir et sa passion.

Je tiens à saluer tous les scientifiques qui ont fait l'effort de venir malgré cette période de rentrée universitaire, et surtout remercier ceux qui ont accepté de franchir le Channel comme notre fidèle ami Alan Bebbington, ou encore la frontière franco-italienne, comme M. Sacchi.

Avant de finir, je voudrais remercier tous les organismes qui ont accepté de patronner nos manifestations et ceux qui nous ont apporté des aides financières.

Je vous remercie pour votre attention et je vous invite à écouter la première conférence.

LE PROGRAMME

Les diverses manifestations auront lieu au siège de la Fondation océanographique Ricard, à la salle Marcel Pagnol et à l'hôtel Hélios, sur l'Île des Embiez.

LUNDI 16 OCTOBRE

A partir de 8 h, les participants seront accueillis à l'embarcadère du Brusc où ils prendront une vedette pour l'île des Embiez. Une carte de circulation leur sera remise.

Les inscriptions seront prises à la salle Marcel Pagnol.

10 h
Ouverture du Forum par le président de la Société française de malacologie: Pr Nardo Vicente ;le président de la Fondation océanographique Ricard, M. Jean-Pierre Peyret, et le maire de Six-Four-les-Plages, M. Philippe Estève.

11 h 30
Apéritif de bienvenue offert par la société Ricard. A partir de 12 h, les repas seront servis dans les divers établissements de l'île.

Conférences : "20 ans de malacologie"
(Président de séance : J. Tardy)

14 h à 14 h 30
S. Baghdiguian - Principes de taxonomie animale appliqués aux mollusques.

14 h 30 à 15 h
S. Tillier - Phylogénie des mollusques.

15 h à 15 h 30
Discussion sur les aspects systématiques et phylogénétiques.

(Pause café)

16 h à 16 h 30
J. Vovelle - Actualité des biomatériaux de la coquille et des pièces squelettiques chez les mollusques.

16 h 30 à 17 h
J. Tardy - La métamorphose chez les gastéropodes marins : ses implications fonctionnelles et comportementales : cas plus particulier des Opisthobranches.
(Projection d'un film de 14 mn sur les métamorphoses des Nudibranches).

17 h 17 h 30
Discussion

19 h
Apéritif et dégustation de coquillages.

9 h
Ouverture du symposium : "Ecophysiologie des mollusques", par le président de la Société française de malacologie.

Communications
(Président de séance : J. Vovelle)

9 h 30 à 9 h 45
C.-F. Sacchi - Cycle biotique et hibernation chez Theba (= Euparypha) pisana (O.F. Müller) Pulmonata, Helicidae, en Europe et en Australie.

10 h à 10 h 15
F. Laborel-Deguen - Patella ferruginea Gmel, une espèce menacée en Méditerranée occidentale. Ecologie et répartition.

10 h 15 à 10 h 30
P. Rancurel - Extension de l'aire de répartition de Nautilus macromphalus aux îles Chesterfield (Pacifique Sud).

10 h 30 à 10 h 45
P. Rancurel - Contribution à la connaissance de la biologie et de la répartition bathymétrique de Nautilus macromphalus, Sowerby.

(Pause café)

Conférences

11 h à 11 h 30
J.-C. Moreteau - Méthodes d'étude de la croissance des mollusques.

11 h 30 à 12 h
C. Poizat - Mollusques interstitiels marins.

12 h à 12 h 30
Discussion.

12 h 30 à 14 h
Repas.

Communication du symposium
(Président de séance : E. Boucau-Camou)

14 h 15 à 14 h 30
B. De Gaulejac et N. Vicente - Ecologie de Pinna nobilis L., mollusque Eulamellibranche sur les côtes de Corse. Recrutement des juvéniles et essais de transplantation.

14 h 30 à 14 h 45
M. Le Pennec, Y.-M. Paulet, G. Dorange, F. Gueguen et J.-C. Cochard - Ecophysiologie de la reproduction chez Pecten maximus L. (mollusca, Bivalvia).

(Pause café)

15 h 30 à 16 h 30
Posters.

Conférences

16 h 30 à 17 h
E. Mialhe - Pathologie et Parasitologie des mollusques.

17 h 00 à 17 30
A. Lucas - Le contrôle écophysiologique dans les écloseries de mollusques.

17 h 30 à 18 h
Discussion

19 h
Accueil par la municipalité de Six-Fours à la Maison du patrimoine.

21 h
Projection de films à la salle Marcel Pagnol.

MERCREDI 18 OCTOBRE

Communications du symposium
(Président de séance : P. Lubet)

9 h à 9 h 15
J.-P. Gimazane, N. Lagand et P. Lubet - Pression de prédation exercée par le Gastéropode Nucella lapillus L. sur les élevages de moules de la côte ouest du Cotentin.

9 h 30 à 9 h 45
C. Djediat et F. Boukroufa - Reproduction comparée de Perna perna (L) et de Mytilus Galloprovincialis (Lmk) sur la côte algéroise.

10 h à 10 h 15
A. Parache - Valorisation de la mytiliculture dans l'Anse de Carteau (Bouches-du-Rhône - France).

(Pause café)

11 h à 11 h 15
D. Razet, M. Héral et J. Prou - Variation des productions de biodépots (fèces et pseudofèces) de l'huître Crassostrea gigas dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron.

Communications du symposium
(Président de séance : A. Lucas)

14 h 30 à 14 h 45
Y.-M. Abada-Boudjema - Composition biochimique chez deux espèces de moules Mytilus galloprovincialis Lmk et Perna perna L. de la côte algéroise : données préliminaires.

15 h à 15 h 15
S. Baghdiguian, N. Vicente et M. Henry - Aspects ultrastructuraux particuliers dans les cellules somatiques et germinales de mollusques bivalves. Observations de lamelles annelées.

(Pause café)

16 h
Discussion

17 h
Clôture du symposium

18 h
Rencontre avec la presse

21 h
Soirée musicale à la salle Marcel Pagnol : "Big Band" de la "Musique des Equipages de la Flotte.

JEUDI 19 OCTOBRE

Conférences
(Président de séance : A. Bebbington)

9 h à 9 h 30
N. Vicente - Les mollusques, l'homme et l'imaginaire.

9 h 30 à 10 h
C. Babin - Les mollusques fossiles et leur intérêt.

(Pause café)

10 h 30 à 11 h
Ph. Bouchet - "1969-1989" : permanence et renouveau de la malacologie descriptive.

11 h à 11 h 30
E. Boucau-Camou - Les Céphalopodes.

11 h 30 à 12 h
Discussion

12 h à 14 h
Repas

Conférences
(Président de séance : Ph. Bouchet)

14 h à 15 h
G. Richard - Mollusques de Polynésie française. Projection du film de C. Pétron : "Le Trésor des Iles Perles" (30').

15 h à 17 h
Table ronde : scientifiques-collectionneurs de coquillages.
(Présidente de séance : Mme M. Duron)

17 h à 18 h 30
Visite des expositions de coquillages.

VENDREDI 20 OCTOBRE

Conférences
(Président de séance : J.-C. Moreteau)

9 h à 9 h 30
M. Mathieu, F. Lenoir, I. Robbins et P. Lubet - Les régulations neuroendocriniennes chez les mollusques bivalves.

9 h 30 à 10 h
A. Bodoy et A. Riva - De la cueillette à l'élevage... L'évolution de la conchyliculture.

(Pause café)

10 h 30 à 12 h
Table ronde : "relations scientifiques, professionnels de la conchyliculture.
(Président de séance : R. Raimbault)

12 h à 14 h
Repas.

Conférences
(Président de séance : C. Babin)

14 h à 14 h 30
P. Arnaud - Les mollusques marins benthiques de l'océan Austral.

14 h 30 à 15 h
M. Le Pennec - Faune malacologique profonde.

(Pause café)

15 h 30
Discussion et clôture du Forum.

20 h
Repas de clôture offert par la société Ricard à l'hôtel Hélios.

SAMEDI 21 OCTOBRE

(Journée libre)

Visite de l'île des Embiez et des installations de la Fondation océanographique Ricard.

Plongée en scaphandre autonome.

Promenade en "Aquascope".

* *
*

LES PARTICIPANTS

Mme Yamina ABADA-BOUDJEMA
Université des Sciences et technologie
H. Boumediene. Lab. Biol. Marine
ISN . USTHB . BP.39
El Alia - Bad Ezzouar - ALGER
ALGERIE

M. Patrick ARNAUD
Station Marine d'Endoume
Rue de la Batterie des Lions
13007 MARSEILLE
FRANCE

M. Claude BABIN
Laboratoire de Paléontologie
et Stratigraphie du Paléozoïque
Université Claude Bernard/ LYON I
27-43 Bd du 11 Novembre
69622 VILLEURBANNE CEDEX
FRANCE

M. Stephen BAGHDIGUIAN
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. C.E.R.A.M.-case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Allan BEBBINGTON
3, Crawley Lane
Uley . Nr Dursley
GLOS GL 11 45GL
GRANDE BRETAGNE

M. Michel BLANCHARD
I.F.R.E.M.E.R.
Centre Océanologique de Brest
Dépt Environnement. BP 70
29263 PLOUZANE
FRANCE

M. Alain BODOY
I.F.R.E.M.E.R
Mus de Loup B.P 133
17390 LA TREMBLADE
FRANCE

Mme Eve BOUCAUD-CAMOU
Laboratoire de zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. Philippe BOUCHET
Muséum d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Malacologie
55, Rue Buffon
75005 PARIS
FRANCE

M. Jean CATALIOTTI-VALDINA
ERA 38 du C.N.R.S
Centre de recherches archéologiques
06565 VALBONNE CEDEX
FRANCE

M. C. CHASSARD-BOUCHAUD
Laboratoire de biologie
des Organismes Marins
Université PARIS VI.
4, Place Jussieu
75252 PARIS CEDEX
FRANCE

M. Jean-Claude COCHARD
I.F.R.E.M.E.R
Centre Océanologique de Brest
Dépt "Aquaculture"
BP 70
29263 PLOUZANE
FRANCE

Mlle Françoise COLLIN
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. Jacques COLOMB
82, Rue Alphonse Daudet
13013 MARSEILLE
FRANCE

Mlle Béatrice DE GAULEJAC
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme.C.E.R.A.M . case 341
Avenue escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Jean-Marc DESLOUS-PAOLI
I.F.R.E.M.E.R
1, Rue Jean Vilar
34200 SETE
FRANCE

M. Chekir DJEDIAT
Université des sciences et technologies
M.Boumedienne. Lab. biol.marine
ISN-USTHB. B.P. 39
El Alia - Bad Ezzouar - ALGER
ALGERIE

M. Claude DONADEY
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. S.C.E.M . BPC 41
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Germaine DORANGE
Laboratoire de biologie marine
Faculté des Sciences
6, Avenue Victor Le Gorgeu
29283 BREST CEDEX
FRANCE

Mme Michéle DURON
Muséum d'Histoire Naturelle
Palais Longchamp
13004 MARSEILLE
FRANCE

M. Yves FINET
Chargé de Recherche
Muséum d'Histoire Naturelle
Case Postale 434
CH 1211 GENEVE 6
SUISSE

M. Christian GANACHAUD
698, Avenue du XVe Corps
Le Sextant 2
83200 TOULON
FRANCE

M. Jean-Pierre GIMAZANE
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M .Edmund GITTENBERGER
Conservateur Dep. Mollusca
RMNH . Gossbus 9517
NL 2300 RA - LEIDEN PB

Mlle Caroline GONZALES
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Frédéric GUEGUEN
Laboratoire de biologie marine
Faculté des Sciences
6, Avenue Victor Le Gorgeu
29283 BREST CEDEX
FRANCE

Mme Monique HENRY
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. S.C.E.M . BPC 41
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Maurice HERAL
I.F.R.E.M.E.R
Mus de Loup
B.P 133
17390 LA TREMBLADE
FRANCE

M. Edouard HISS
I.F.R.E.M.E.R
Quai du Commandant Silouhette
33120 ARCACHON
FRANCE

M. André HOARAU
64, La Pinède romane
La Tour de Mare
83600 FREJUS
FRANCE

M. Gérard HOMMAY
Laboratoire de Zoologie
I.N.R.A
28, Rue de Herrlisheim
68000 COLMAR
FRANCE

Mme Françoise LABOREL
Faculté des sciences de Luminy
13288 MARSEILLE CEDEX 9
FRANCE

M. Jacques LABOREL
Faculté des sciences de Luminy
13288 MARSEILLE CEDEX 9
FRANCE

M. N. LAGAND
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
4032 CAEN CEDEX
FRANCE

Mme Sonia LANDREIN
I.F.R.E.M.E.R.
1, rue Jean Vilar
34200 SETE
FRANCE

M. Michel LEDOYER
Faculté des Sciences et techniques
de Saint-Jérôme C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Patrick LELONG
Fondation Oceanographique Ricard
Ile des Embiez
Le Brusc
83140 SIX-FOURS-LES-PLAGES
FRANCE

M. LENOIR
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. Marcel LE PENNEC
Laboratoire de biologie marine
Faculté des Sciences
6, Avenue Victor Le Gorgeu
29283 BREST CEDEX
FRANCE

M. Pierre LUBET
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. Albert LUCAS
Laboratoire de biologie marine
Faculté des Sciences
6, Avenue Victor Le Gorgeu
29283 ´BREST CEDEX
FRANCE

M. Yvan MARTIN
Fondation Oceanographique Ricard
Ile des Embiez
Le Brusc
83140 SIX-FOURS-LES-PLAGES
FRANCE

Mlle Pascale MARTY
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. MATHIEU
Laboratoire de zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. Bernard METIVIER
Museum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire de biologie des Invertébrés
55, Rue de Buffon
75005 PARIS
FRANCE

M. Eric MIALHE
I.F.R.E.M.E.R
Mus de Loup
Ecloserie
17390 LA TREMBLADE
FRANCE

M. Jean-Claude MORETEAU
Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie
Bat. 442 - Unviversité Paris-Sud
Centre d'Orsay
91405 ORSAY CEDEX
FRANCE

M. Alain PARACHE
2, avenue des Alpilles
13008 MARSEILLE
FRANCE

M. YVES PAULET
Laboratoire de biologie marine
Faculté des Sciences
6, Avenue Victor Le Gorgeu
29283 BREST CEDEX
FRANCE

M. P. PICHOT
I.F.R.E.M.E.R.
1, rue Jean Vilar
34200 SETE
FRANCE

M. Jacques PIGEOT
19, Rue des Alizés
17480 LE CHATEAU D'OLERON
FRANCE

M. Claude POIZAT
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Jean PROU
I.F.R.E.M.E.R.
Mus du Loup - B.P. 133
17390 LA TREMBLADE
FRANCE

M. René RAIMBAULT
1, Impasse des Oeillets
34200 SETE
FRANCE

M. Paul RANCUREL
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme.
C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13

M. Daniel RAZET
I.F.R.E.M.E.R.
Mus du Loup - B.P. 133
17390 LA TREMBLADE
FRANCE

Mme Anne-Marie REAL
Muséum d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Malacologie
55, Rue Buffon
75005 PARIS
FRANCE

M. Guy REAL
Institut universitaire de biologie marine
2, rue Pr Jolyet
33120 ARCACHON
FRANCE

M. Alain RICHARD
Muséum d'histoire naturelle
Laboratoire de malacologie
55, rue Buffon
75005 PARIS
FRANCE

M. Georges RICHARD
Ecole Pratique des Hautes Etudes
Laboratoire de malacologie
55, rue Buffon
75005 PARIS
FRANCE

M. Alain RIVA
Fondation oceanographique Ricard
Ile des Embiez
Le Brusc
83140 SIX-FOURS-LES-PLAGES
FRANCE

M. ROBBINS
Laboratoire de Zoologie
Université de Caen
14032 CAEN CEDEX
FRANCE

M. René ROBERT
I.F.R.E.M.E.R
Quai du Commandant Silhouette
33120 ARCACHON
FRANCE

M. Stephane RUDZKI
Les Prés
83120 PLAN DE LA TOUR
FRANCE

M. Cesare SACCHI
Dipartimento di Genetica
Sezione di Ecologia
10, Piazza Botta
I-27100 PAVIA
ITALIE

M. Marc STREITZ
Association Française du Sud-Est
de Conchyliologie
Peirabelle
06560 VALBONNE
FRANCE

M. Jean TARDY
Laboratoire de Biologie et Biochimie
Marines. I.U.T - Université de Poitiers.
Rue de Roux
17026 LA ROCHELLE CEDEX
FRANCE

M. S. TILLIER
Muséum d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Malacologie
55, Rue Buffon
75005 PARIS-FRANCE

M. Andrew TOURNIER
113, Rue Terrusse
13005 MARSEILLE
FRANCE

M. Jean TRONDLE
Girounet
24130 LA FORCE
FRANCE

M. Henri VERINE
I.N.S.E.R.M
46, Bd de la Gaye
13009 MARSEILLE
FRANCE

M. Nardo VICENTE
Faculté des Sciences et Techniques
de Saint-Jérôme. C.E.R.A.M . case 341
Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 MARSEILLE CEDEX 13
FRANCE

M. Jean VOVELLE
Laboratoire d'Histologie et Cytologie
des Invertébrés Marins.
Université Curie
12, Rue Cuvier
75005 PARIS
FRANCE

Mme Jeanne ZAOUALI
Institut National Agronomique
43, Avenue Ch. Nicole
1002 TUNIS
TUNISIE

OBSERVATIONS SUR LE CYCLE BIOTIQUE DE *THEBA PISANA* (MUELLER) : GASTROPODA, PULMONATA, EN EUROPE ET EN AUSTRALIE.

par

Cesare F. SACCHI

Dipartimento di Genetica, Sezione Ecologia, Università di Pavia, P.zza Botta, 10 -I-27100 Pavia (Italie).

ABSTRACT : ON THE BIOTIC CYCLE OF *THEBA PISANA* (MUELLER) IN EUROPE AND AUSTRALIA (GASTROPODA, PULMONATA, HELICIDAE).

The biotic cycle of *Theba pisana* may be either annual or biennial, according to regional and local bioclimatic features. For the two-years lasting cycle models have been proposed (Fig.1) emphasizing the role of a severe estivation in Mediterranean - also Mediterranean-like - habitats. In countries where the biotic cycle of the dune snails can be constrained into one year, the winter cold plays a major role, while a mild and moist summer secures an active development and reproduction. However, even in the latter different rates of growth are recorded within the same population, according to micro-environmental differences (fig.2) . Such an opportunistic behaviour, together with a high demographic potential and omnivorous abilities, are suggested to explain the speedy success of *Th.pisana* in invading and colonizing far away countries, as is the case of d'après the Southern edges of Australia. Its spreading there, encouraged by the unaware man himself, may be due to lack of snails with similar ecological features -the "white snails" being exclusive of the palaeartic xerophilous fauna- as well as other lively competitors and redoutable enemies among a local fauna spoiled of competitive effectiveness through a long lasted isolation.

Key words : *Theba pisana*, biotic cycles, Mediterranean, Australia.

RESUME :

Le cycle biotique de l'escargot des dunes, *Theba pisana* (Mueller) peut, suivant les régions et les conditions écologiques locales, avoir un déroulement tantôt annuel, tantôt biennal. Pour interpréter le déterminisme du cycle biennal différents modèles ont été proposés (Fig.1) mettant en jeu l'estivation prolongée qui caractérise les milieux méditerranéens chauds et secs. Dans les régions à cycle tipiquement annuel, au contraire, c'est l'hiver froid qui provoque l'arrêt en *Th. pisana*, alors que l'été doux et humide y permet une rapide conclusion de la croissance printanière, suivie de la reproduction. Cependant, dans ces mêmes conditions, de petites différences d'environnement permettent un décalage considérable au sein d'une population (Fig.2) ou entre populations voisines. Cet opportunisme, doublé d'un potentiel démographique élevé et des aptitudes omnivores, explique le rapide succès de *Th. pisana* dans les processus d'invasion et de colonisation -involontairement encouragés par l'homme- en pays lointain, tel le Sud de l'Australie. Toutefois ce succès est favorisé là par l'absence d'espèces locales à écologie semblable - les "escargots blancs" étant une caractéristique de la faune paléarctique xérophile- ainsi que d'autres compétiteurs efficaces et d'ennemis redoutables.

Mots clés : *Theba pisana*, cycles biotiques, Méditerranée, Australie.

1) LE PROBLEME

Theba (=Euparypha) pisana (O.F.Mueller) est un Hélicidé xérobique typiquement dunicole, à

distribution atlanto-méditérranéenne (SACCHI, 1971; GITTENBERGER et RIPKEN, 1987). Comme en tant d'autres animaux pécilothermes des pays tempérés, son cycle biotique peut se dérouler en une année seulement, ou durer environ deux ans, suivant le climat.

Dans ma synthèse (SACCHI, 1971) je distinguais la vaste aire de distribution de l'escargot des dunes en deux secteurs. L'un d'eux comprend les régions littorales où *Th. pisana* présente un cycle annuel dans la très grande majorité de ses individus, une survie plus prolongée n'étant que l'exception. L'autre comprend les pays où tendentiellement au moins, le cycle dure environ deux ans. Les limites géographiques actuellement connues en Europe pour *Th. pisana* coïncident, sur le continent, avec les Flandres maritimes (région d'Ostende). Quelques stations plus au Nord sont connues des îles britanniques, où, cependant, l'espèce n'habite qu'un nombre très réduit de stations isolées (ANTEUNIS, 1955; DEBLOCK et HOESTLAND, 1967; COWIE, 1984). A partir de ces régions, jusqu'au nord-ouest ibérique (SACCHI et VIOLANI, 1977) le cycle biotique de *Th. pisana* dure typiquement une seule année. L'été pluvieux et frais permet un accroissement printanier suivi d'une reproduction tardo-estivale à autumnale. L'hibernation se fait à l'état d'oeuf ou, en milieu bien abrité du froid, à l'état juvénile. L'éclosion et le début de la croissance ont lieu au printemps, surtout fin mars-début d'avril, selon les conditions bioclimatiques de l'endroit précis et la région géographique. Les adultes succombent généralement au retour de l'hiver.

En principe, donc, *Th. pisana* se comporte ici comme tant d'autres pécilothermes terrestres, p. ex. comme une grande partie de notre entomofaune, pour laquelle on pourrait parler, paraphrasant la nomenclature des phytosociologues, de "thérozoaires". Ce sont, en effet, des animaux dont la vie est encadrée par celle des thérophytes, ou par la saison végétative active des plantes pluriannuelles.

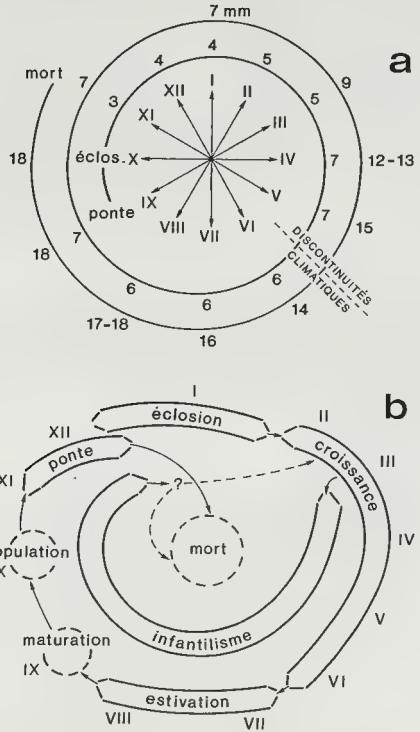
2) CYCLE BIENNAL

Dans les pays à climat du type méditerranéen, caractérisé par un été long et aride et par un hiver doux et pluvieux, l'estivation de *Th. pisana* et d'autres Hèlicidés des dunes maritimes débute, suivant encore une fois les conditions locales, en mai-jun, pour durer jusqu'à la première moitié de septembre, voire jusqu'à octobre, et même novembre.

Les escargots se remettent alors en activité, réveillés par les précipitations soutenues de l'automne, pour compléter leur développement et se reproduire. De plus brèves pluies, même violentes comme il s'en enregistre sur les côtes de la Méditerranée, sont généralement inefficaces sur des coquilles fermées par des épiphragmes épais et souvent multiples. Avant d'entrer en estivation, les escargots s'étaient déshydratés en éliminant une masse fécale abondante et fluide.

Les conditions du milieu qui provoquent l'estivation peuvent être plus dures dans les dunes à oyats, que *Th. pisana* peuple presque sans compétiteurs, par l'extrême perméabilité d'un sol sans colloïdes et sans humus, ainsi que par un surplus d'aridité physiologique provoqué par les embruns salés de la mer. Ce milieu n'est pourtant pas moins sélectif dans le pays de l'intérieur où peut s'établir d'une manière durable cette espèce, récemment arrivée, au sens paléontologique et parfois même au sens courant du mot, aux cotes de l'Europe, partant d'un centre de diffusion ibéro-maghrébien (SACCHI, 1955; GITTENBERGER et RIPKEN, 1987) . A l'exception de rares

Fig. 1 - Modèles de cycle biennal. a = selon BONAVITA et BONAVITA (1963); b = selon MORAN (1989). Adaptés et redessinés d'après les originaux de ces Auteurs.



localisations en milieu rudéral, les pénétrations dans l'arrière-pays de *Th. pisana* ont en effet lieu sur sol calcaire tendre, dans la plaine ou à faible altitude. L'escargot jouit ainsi des avantages chimiques et thermiques que ces sols haloïdes présentent comparés aux géloïdes pauvres en calcium, avantages controbalancés toutefois par le désavantage hygrique d'une forte perméabilité.

On sait que, au contraire, la teneur en calcaire, en milieu sableux littoral, ne constitue un facteur limitant ni pour la présence, ni pour la densité des peuplements, ni pour la taille des adultes (SACCHI, 1971; SACCHI et VIOLANI, 1977). Il est donc probable que, en des Hélicidés à coquille épaisse, la teneur en calcium soluble joue un rôle limitant loin de la mer, non seulement par la valeur constructive des ions Ca++ , mais par des facteurs microclimatiques (les sols calcaires sont "plus chauds") et par l'action que ces cations exercent sur la perméabilité cellulaire qu'ils réduisent, permettant ainsi d'épargner des sels minéraux d'importance vitale. Ce serait là encore une action vicariante des milieux riches en calcium vis-à-vis des milieux maritimes, analogue à celle que l'on connaît depuis longtemps pour des Mollusques et des Crustacés d'origine saumâtre, peuplant des eaux internes dures (SACCHI et TESTARD, 1971).

Le surchauffement estival du sol oblige d'autre part la majorité des Hélicidés peuplant des formations végétales à couverture très faible, où ils ne disposent pas d'écrans végétaux efficaces pour médier et tamiser le jeu de facteurs physiques excessifs, à un comportement d'estivation non cryptique. Ils s'éloignent donc de la surface chaude et desséchée du sol remontant le long de substrats verticaux disponibles sur place; il s'agit souvent de plantes vivantes faiblement feuillues, mais, à l'occasion, de toute autre type de substrat, même mort ou inorganique (poteaux, barrières, murs, rochers...). C'est ASTRE (1921) qui étudia le premier ce comportement, sur les côtes méridionales françaises; et c'est bien la fuite des couches superficielles du sol, devenues inhabitables, qui guide cette estivation (SACCHI, 1953) non la prétendue "héliophilie" de quelques vieux Auteurs.

L'estivation cryptique dans le sol, à deux ou trois centimètres de profondeur environ, est un phénomène exceptionnel en *Theba pisana*: j'en ai rencontré quelques cas en Sicile (SACCHI, 1972) un seul cas dans les dunes du littoral romain (SACCHI, 1981) et celà sur plusieurs milliers d'individus observés. Ce type d'estivation n'a évidemment pas lieu dans le sable brulant des dunes à oyats, mais au pied de buissons où *Th. pisana* réduit sa fréquence, ce milieu relativement ombragé abritant déjà une certaine faune mésophile de Pulmonés et de Prosobranches terrestres.

A la longue pause estivale s'ajoute cependant, en plusieurs pays méditerranéens, une sorte d'hibernation, occasionnelle et brève, il est vrai. Ce fait gêne la croissance des jeunes nés au début de l'hiver ou à la fin de l'automne des pontes d'adultes qui ont terminé leur cycle à cette saison. L'hibernation ne suit pas le schéma de l'estivation: les escargots se groupent à la base de la végétation clairsemée, ou à proximité de tout autre écran disponible, pour se remettre en mouvement, dès que les heures, ou les jours, les plus froids sont passés.

Sur ces observations, BONAVITA et BONAVITA (1962) avaient tracé pour la Provence leur modèle de cycle biotique (Fig. 1-a). Un tel modèle m'a semblé s'adapter à l'Italie tyrrhénienne (SACCHI, 1971). Toutefois, en milieu plus abrité en hiver, ou plus ombragé et frais en été, les pauses dans la croissance de *Th. pisana* peuvent être remarquablement réduites. C'est notamment le cas des cultures herbacées, des jardins et des potagers, ou même des pâturages à Papilionacées.

On peut s'étonner des précautions adoptées en analysant le comportement de *Th. pisana* dans la nature, par des phrases clairsemées d'expressions telles "généralement", "la majorité", "typiquement". En réalité la prudence est de rigueur pour une espèce qui base sur son opportunisme éco-éthologique, non moins que sur sa démographie débordante et son omnivorisme, le succès de ses présences et ses invasions.

On sait que ces dernières atteignent un niveau dramatique dans des pays où l'arrivée récente de *Th. pisana* profite de l'absence d'ennemis ou de compétiteurs valables. C'est le cas de continents lointains dont la faune n'a pas de "white snails" indigènes, et surtout de l'Australie; mais également du Levant méditerranéen: HELLER et TCHERNOV (1978) trouvent que *Th. pisana* n'a atteint Israël qu'à la fin du pléistocène. Il y a une trentaine d'années, je ne la rencontrais au Liban qu'en quelques stations isolées du littoral, peuplé par ailleurs d'Héticellines endémiques (observations personelles non publiées).

3) CONTRASTES DE RESULTATS ET D'INTERPRETATION

En travaillant en d'autres pays méditerranéens lointains dont les conditions climatiques rappellent celles de nos côtes, d'autres Auteurs sont parvenus à infirmer le modèle des BONAVITA mettant en évidence la possibilité, même dans un environemment chaud et aride, d'un cycle contenu en une année seulement (HELLER, 1982).

BAKER (1986) présente une revue de ces points de vue dans un article exceptionellement bien documenté concernant la littérature thébologique mondiale. De ce contraste de données et d'opinions l'opportunisme de l'escargot des dunes sort reconfirmé, ainsi que l'importance de l'impact humain sur l'environnement de *Theba pisana* et de la faune dunicole en général. Ainsi que d'autres petits animaux des sables maritimes, *Th. pisana* tire souvent avantage de la rudéralisation des dunes, car si les touristes insouciants sèment les sables de déchets de toute sorte, ces déchets constituent d'autre part une source d'abri et de nourriture supplémentaire en milieu découvert et trophiquement pauvre (SACCHI, 1970).

En analysant les différents résultats publiés, on ne saurait oublier, même pour des pays à climat semblable, l'hétérogénéité des techniques d'étude et d'observation. En particulier, on a parfois l'impression que les cycles biotiques de terrain sont jaugés sur la base comparative d'élevages de laboratoire ou de parcelle expérimentale. On s'aperçoit d'autre part d'une tendance à mesurer le problème plutôt "en zoologiste" que "en écologiste". On s'étonne notamment de l'insuffisance de données microclimatologiques, alors que la dune à oyats même est une mosaïque de micromilieux différant entre eux par l'exposition à la mer, la teneur en humidité et en matière organique du sol, la végétation : il suffit par exemple de comparer la densité de peuplement des escargots sur les Graminées à feuillage junciforme, tels les oyats et les chiendents, avec celle que l'on constate dans les pulvins d'Ombellifères comme *Eryngium* ou *Echinophora*....

Le climat général de la région, enregistré par des stations météorologiques, n'est somme toute pas complètement dépourvu d'intérêt pour la faune des milieux découverts, mais ne suffit certainement pas à interpréter des différences, qui ne sont pas mineures pour l'écologie animale.

L'adaptabilité individuelle d'une espèce pionnière ne doit d'autre part être sou-évaluée, pouvant estomper, au niveau des populations, l'effet des facteurs de l'environnement. Pourtant la distribution même de l'énorme polymorphisme de *Th. pisana* peut révéler des différences d'habitat, les populations "blanches" (à bandes absentes ou très réduites) colonisant bien souvent des milieux loin de la mer, plus ensoleillés et arides (SACCHI, 1952 et 1955 pour la Méditerranée; JOHNSON, 1980, pour l'Australie).

Cependant, pour une espèce en expansion facile et rapide, les effets fortuites du type "cou de bouteille" jouent un rôle évident. Si certains caractères de la coquille montrent une distribution géographique localisée, traduisant des traits particuliers du climat (SACCHI, 1983), d'autres relèvent plutôt des effets des fondateurs. Ce serait par exemple le cas du caractère "fond rose", échelonné du Maghreb à la Sicile, à la Sardaigne, à l'Adriatique, à la Galice, mais toujours en des zones restreintes (SACCHI, 1952 et 1955; SACCHI et VIOLANI, 1977) sans rapport apparent ni avec le climat, ni avec d'autres traits significatifs du paysage biologique.

4) *THEBA PISANA* EN AUSTRALIE

La présence simultanée, au sein de la même population - prise au sens topographique du mot - de subpopulations et d'individus ayant un cycle biotique différent suivant les disponibilités trophiques, la végétation-écran, les substrats d'estivation, a été mise en évidence en South Australia -et possiblement ailleurs dans le continent australien- par les chercheurs du CSIRO d'Adelaide (BAKER, 1986 et 1988; BAKER et VOZELGANG, 1989; BAKER et HAWKE, 1989).

Th. pisana, actuel fléau des cultures herbacées en Australie, avait établi une timide tête de pont à Port Adelaide au cours des années '20 (TAYLOR, 1928). Depuis, elle a rapidement envahi le littoral et les régions calcaires du subcontinent sud-australien, ainsi que le bord maritime, à climat "méditerranéen", de l'Australie occidentale. De nos jours, le deux bouts de sa répartition ne sont séparés que par le front littoral du désert connu comme Nullarbor Plain (BAKER, 1986).

L'homme intervient d'une manière active, bien qu'involontaire, pour diffuser les nombreuses espèces appartenant à la Küstenfaunula méditerranéenne (KOBELT, 1898) qui sont actuellement présentes aux antipodes. Cette invasion au succès foudroyant offre un exemple parmi tant d'autres, aux différents niveaux de la vie (plantes, animaux, hommes...) de la faible capacité de compétition mise en jeu par le peuplement autochtone australien énervé, gaté par un long isolement sans compétiteurs externes. Mais l'on devra approfondir sur une base microclimatique, peut-être meme génétique (effet des fondateurs?) le déterminisme d'une cycle que BAKER et VOZELGANG (1989) trouvent restreint à une année, vers les frontières septentrionales des Th. pisana australiennes "en milieu chaud et sec". Quelles sont ici les limites du concept de "milieu"?

Un tel cas semble insolite. Cependant, mes observations personnelles sur la chaîne de dunes maritimes au sud-ouest d'Adelaide confirmeraient la possibilité d'un cycle annuel en milieu aride. Fin août de cette année 1989, donc à une date qui correspondrait à un timide début de printemps dans les latitudes méditerranéennes de notre hémisphère, on n'était en présence que d'une seule cohorte, à côté de quelques gros adultes récemment morts, ou mourants. Cette cohorte était

constituée d'individus jeunes, dont la majorité avait dépassé le stade catocyphia à coquille carénée, et était souvent en train de sécréter le bourrelet terminal, jaunâtre ou rose, de la coquille. L'appareil génital de ces derniers individus était visiblement immature, petit, inactif, avec des glandes muqueuses courtes et maigres. L'influence puissante du "Southern Ocean" sur le bord méridional du continent australien ne doit être négligée ici, surtout si on la compare à celle de notre petite Méditerranée, renfermée, restreinte, sans marées, qui fournit pourtant assez de précipitations occultes pour permettre l'existence d'une flore et d'une faune dunicoles importantes là où c'est le Sahara même qui atteint la mer (SACCHI, 1971).

5) CYCLE ANNUEL

Une contribution importante à la solution du contraste annuel/biennal sur la durée du cycle de *Th. pisana* est fourni par le modèle tout récente de MORAN (1989). Cet Auteur israélien remarque qu'une densité de peuplement élevée, à côté des conditions climatiques défavorables, bloque la croissance, à l'intérieur d'une cohorte, d'un certain nombre de jeunes. Les individus dont le développement est arreté sont condamnés à un "infantilisme" qui ne leur permet pas d'arriver à l'état adulte avec leurs confrères. Cette partie "infantile" de la cohorte est destinée, en partie à la mort en âge juvénile, en partie à n'atteindre la maturité sexuelle que l'année suivante, avec les individus -ou une partie des individus- de la cohorte successive. Cycle annuel et cycle biennal coexistent ainsi au sein d'une même cohorte, car les "infantiles" se reproduisent en même temps que leurs "neveux" (Fig. 1-b). La population règle ainsi son potentiel reproductif d'après les ressources disponibles, par un mécanisme analogue à celui de l'avortement des fruits dans les Spermatophytes (STEPHENSON, 1981). Cependant, une partie du capital est "mise de côté" en vue d'une utilisation éventuelle l'année suivante.

MORAN a toutefois affaire, d'après son schéma, à une estivation particulièrement brève (2 mois).

Dans cette interprétation, revue et corrigée, du cycle biennal, le facteur trophique retrouve toute son importance, conditionnée par un taux démographique qu'influencent à leur tour les facteurs abiotiques. Ces derniers agissent indirectement sur les biotiques, dont ils déterminent taux et durée, limitant la quantité et la qualité de la nourriture, dans l'espace at dans le temps. Ils définissent d'autre part le temps et l'espace disponibles aux animaux pour se nourrir, se déplacer, se développer, s'accoupler, pondre. Ils agissent aussi d'une manière directe sur les escargots, comme facteurs limitants leur physiologie à l'intérieur d'un éventail d'adaptabilités hygrothermiques qui jouent le rôle fondamental.

Dans les pays à cycle annuel les possibilités d'un comportement opportuniste durant la saison critique sont limitées. Le froid joue un rôle plus général, moins nuancé que l'aridité, pour une espèce incapable de s'enfoncer profondément dans le sol. Une hibernation non cryptique n'aurait cependant aucune efficacité à l'insignifiante distance de la surface qui suffit en été à éviter le choc hygrothermique fatal, puisque l'air près du sol atteint en hiver des valeurs trop basses pour la vie des petits pécilothermes.

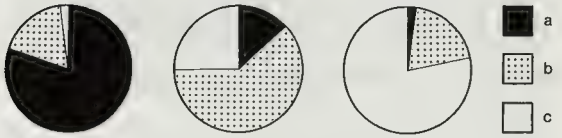
C'est sur les côtes de l'Adriatique septentrionale, aux caractères bioclimatologiques "subatlantiques" (SACCHI *et alii*, 1989) que nous avons directement étudié le comportement de *Th. pisana* à l'approche de la saison froide. Dans ces régions, l'espèce a un cycle biotique annuel, car, ainsi que le documentent les ombrothermogrammes à la Gaussen de WALTER et LIETH (1960-1966) Venise, a un été bref, humide et frais, et un hiver rigoureux, comme le littoral de l'Europe septentrionale (SACCHI, 1971, 1977 et 1978).

Sur la lisière des dunes, fin octobre-début novembre, *Th.pisana* parait se préparer à une période d'inactivité prolongée. Comme avant l'estivation, les escargots se vident d'une masse importante de matériel fécal; ils essaient ensuite de s'enfoncer dans le sable, après avoir longuement erré à la surface. Ils n'y pénètrent que de 1 à 2 centimètres et succombent sans sécréter d'épiphragme. Une partie de la population recherche les reliques d'une végétation dunicole touffue, maintenant sèche, pour y rencontrer le même sort. Un nombre très réduit, surtout de jeunes individus, peuplant des endroits restreints où l'homme a créé les prémisses pour un microclimat relativement plus abrité (digues, murs) ou habitant, encore plus rarement, sur une végétation persistante tout près de la mer (joncheraies) endure une partie de l'hiver, et peut même atteindre le printemps successif. *Th. pisana* reprend alors sa croissance et arrive parfois à se reproduire. Tel est le cas de trois adultes remarqués le 30 avril 1983 en train de pondre, à l'orée d'une pinède d'Alberoni (Lido de Venise). Trois survécus, au sens démographique du mot, contre des dizaines de milliers de morts...

Il est néanmoins possible, pour des peuplements très rapprochés en topographie, voire de simples sub-peuplements, que la viscosité de population élevée de l'escargot des dunes, traduite par un rayon de déplacement individuel restreint, mette en évidence d'importants décalages dans le taux de développement d'individus appartenant à la même cohorte (SACCHI et VIOLANI, 1977). Le secteur plus favorisé abrite alors de *Th. pisana* dont le développement est relativement accéléré (Fig.2). Les individus peuplant le front des dunes à oyats sont retardés par rapport à ceux qui vivent sur des plages rudéralisées et encore plus à ceux qui s'installent dans un milieu riche de végétation feuillue régulièrement arrosée.

De même, un obstacle atténuant la rudesse de l'environnement joue un rôle positif évident. En mai 1989, le littoral vénète hébergeait partout des peuplements de *Th. pisana* composés de 60 à 80 % de jeunes catocyphia, correspondant à la classe c de SACCHI et VIOLANI (1977) (Fig.2). Le reste était constitué par des jeunes à coquille déjà arrondie, mais en croissance encore très active (classe b). Des "adultes" (à coquille complétée, mais à génitaux immatures) se rencontraient çà et là, toujours avec une fréquence insignifiante. Toutefois, une partie du peuplement de Ca' Roman (Pellestrina) abritée derrière la digue qui défend depuis deux siècles le lido contre le coups de mer, montrait un spectre démographique renversé, la classe c n'y constituant que 30% du total. La même station, six mois plus tôt, en novembre 1988, abritait une végétation encore en bonne partie verte en floraison automnale, sur laquelle se trouvaient des survivants adultes de *Th. pisana* en nombre nettement plus élevé qu'ailleurs (données en préparation).

Fig. 2 - Décalage démographique suivant le micro-environnement dans une population à cycle annuel (Panjòn, Ria de Vigo, Espagne nord-occidentale, septembre 1976). a = individus à coquille adulte; b = jeunes à coquille arrondie (diamètre de 9 à 18 mm); c = catocyphia (4 à 8 mm). De gauche à droite: bords de jardins; sables rudéralisés à buissons; dune vivante à oyats. Recomposé d'après SACCHI et VIOLANI (1977).



BIBLIOGRAPHIE

ANTEUNIS A., 1955. *Congr. Soc. sav.*, 80 : 177-182.

ASTRE G., 1921. *Thèse Fac Méd. Pharm. Toulouse*, 33 : 1-158.

BAKER G.H. , 1986. CSIRO *Austr. Div. Entomol. Tech. Pap.*, 25 : 1-31.

BAKER G.H., 1988. *J. appl. Ecol.*, 25 : 889-900.

BAKER G.H. et HAWKE B.G., 1989. Sous press en *J. appl. Ecol.*, 26.

BAKER G.H. et VOZELGANG B.K., 1988. *J. appl. Ecol.*, 25 : 867-887.

BONAVITA A. et BONAVITA D., 1962. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 32 suppl. : 198-204.

COWIE R.H., 1984. *Malacologia*, 25 : 361-380.

DEBLOCK R. et HOESTLANDT H., 1967. *Bull. Soc. zool. France*, 83 : 161-184.

GITTENBERGER E. et RIPKEN Th. E.J., 1987. *Zool. Verhandl.*, 241 : 1-60.

HELLER J., 1982. *J. Zool.*, 196 : 475-487.

HELLER J. et TCHERNOV E., 1978. *Israel J. Zool.*, 27 : 1-10. J

OHNSON M.S., 1980. *Heredity* , 45: 7-14.

KOBELT T.W., 1898. Studien zur Zoogeographie. 2-Die Fauna der meridionales Subregion Kreidel's, Verlag Wiesbaden.

MORAN S., 1989 . *Int. Biometeorol.*, 33 : 101-108.

SACCHI C.F., 1952. *Ann. Mus. civ. St. nat. Genova*, 65 : 211-258.

SACCHI C.F., 1953. *Arch. zool. it.*, 38 : 195-244.

SACCHI C.F., 1955. *Studia ghisleriana*, 3 (1) : 43-66.

SACCHI C.F., 1970. *Duad. Staz. zool. Napoli*, 1 : 66-97.

SACCHI C.F., 1971. *Natura,* Milano, 62 : 277-358.

SACCHI C.F., 1972. *Proc. int. Congr. Zool.*, 17 : 1-14.

SACCHI C.F., 1977. *Atti Soc. it. Sci. nat.*, 118 : 213-225.

SACCHI C.F., 1978. *Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia*, 29 suppl. : 43-83.

SACCHI C.F., 1981. *Atti Soc. it. Sci. nat.*, 122: 3-49.

SACCHI C.F., 1983. *Atti Soc. it. Sci. nat.*, 124 : 269-280.

SACCHI C.F. et TESTARD P., 1971. Ecologie animale: organismes et milieu. Doin, Paris.

SACCHI C.F. et VIOLANI C., 1977. *Natura , Milano*, 68 : 253-284.

SACCHI C.F., OCCHIPINTI AMBROGI A. et SCONFIETTI R., 1989 . Sous presse en *Bull. Soc. zool. France.*

STEPHENSON A.G., 1981. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 12 : 253-279.

TAYLOR J.W., 1928. *J. Conch. London*, 18 : 208.

WALTER R. et LIETH H., 1960-1966. Klimadiagramm Weltatlas (2 Vols). Fischer Ed., Jena. .

NOUVELLES DONNEES SUR LA PATELLE GEANTE *Patella ferruginea* Gmelin EN MEDITERRANEE

I. Statut, Répartition et Etude des populations

par
Françoise LABOREL-DEGUEN* et Jacques LABOREL*

**LBMEB Faculté des Sciences de Luminy. 70 route Leon Lachamps, Case 9O1- 13288 MARSEILLE Cedex 9, FRANCE.*

NEW DATA ABOUT THE GIANT MEDITERRANEAN LIMPET *PATELLA FERRUGINEA* GMEL I Status, distribution and population structure. :

Key words GASTROPODS, MEDITERRANEAN, LITTORAL ECOLOGY.
Mots clés : GASTEROPODES, ECOLOGIE LITTORALE, MEDITERRANEE

Summary : Patella ferruginea Gmelin (MOLLUSCA, Gastropoda, Prosobranchia, Archéogastropoda, Patellidae) is a remarkable species of the mediterranean midlitoral rocky environments subject to strong exposure . Its area of distribution which included the whole western mediterranean basin is now limited to Corsica, Sardinia and some areas in Spain and North Africa. A four year survey on the west coast of Corsica showed that natural population are scarce (0,5 to 1 individual/linear metre) even in uncollected areas. Small swarms of juveniles (from 2 to 5mm) appear in summer and autumn. Predation by man seems to be the cause of disparition of Patella ferruginea . A ban on collecting is proposed

Résumé : Patella ferruginea Gmelin (MOLLUSCA, Gastropoda, Prosobranchia, Archéogastropoda, Patellidae) est une grosse espèce du médiolittoral rocheux méditerranéen en mode battu. Son aire de répartition est réduite à la Corse, la Sardaigne et quelques secteurs des côtes d'Espagne et d'Afrique du Nord. La densité de ses populations est toujours très faible. La principale menace pour l'espèce est la prédation humaine. La seule protection consiste dans l'interdiction de prélèvement .

NOTA. Cet article est tiré d'une communication présentée au Colloque international sur les espèces marines à protéger de Méditerranée, Carry le Rouet, Novembre 1989.

I INTRODUCTION

Le but de ce travail est le développement de la connaissance de la Patelle géante de Méditerranée, dans le but de comprendre les raisons de sa disparition actuelle en de nombreux endroits de Méditeranée occidentale et la diminution de ses populations dans les endroits où l'espèce se trouve encore. Mieux connue l'espèce pourrra étre protégée et éventuellement réimplantée à l'intérieur de réserves marines où elle a actuellement disparu.

II MATERIEL ET METHODES

L'espèce a été étudiée au cours de plusieurs missions annuelles dans la Réserve marine de Scandola, Parc Régional de Corse, depuis 1983, avec des stations de comparaison en divers points du littoral rocheux corse ne bénéficiant pas d'un statut de protection.

Un total de 250 relevés ont été effectués pour lesquels les individus de P. ferruginea ont été comptés et mesurés sur des longueurs de 10m de côte rocheuse mesurées à l'aide d'une décamètre à ruban, le début du relevé étant choisi arbitrairement. En raison de l'étroitesse particulière du biotope de Patella ferruginea, réduit à un liseré de largeur très inférieure à un mètre, le biotope a été assimilé à un espace à deux dimensions et les populations ont été estimées en nombre d'individu par mètre linéaire. Pour chaque individu relevé on notait sa distance à l'origine du relevé ainsi que la taille (grand diamètre) de sa coquille.

En 1987 une petite population de l'espèce a été réimplantée par nous dans les eaux du Parc National de Port Cros (Var), France où son évolution est régulièrement suivie (LABOREL-DEGUEN 1988).

III RESULTATS

III-1 Statut de l'espèce :

Patella ferruginea Gmelin 1791. Mollusca, Gasteropoda, Prosobranchiata, Archaeogastropoda, Patellina, Patellidae.
Dans sa revision du genre Patella CHRISTIAENS (1973, 1983) dernier auteur à avoir travaillé sur la taxonomie du genre prend comme Type P. ferruginea Gmelin 1791, valorisé par Kobelt en 1879 et se réfère aux descriptions de Philippi, 1836

III-2 Description sommaire

Individus adultes : CHRISTIAENS (1973) donne la description suivante (partim):
"Grande espèce de 55 à 75 mm, ayant de 30 à 50 grosses côtes subégales , bien saillantes, non granuleuses, irrégulièrement noueuses. Sommet subcentral; galbe régulièrement conique; ..... Test très épais et solide, rarement attaqué par les balanes qui le couvrent. Ouverture ovalaire, ... bord plus ou moins dentelé. Intérieur blanc nacré avec parfois un reflet bleuâtre, pourtour bordé de noir; extérieur roux clair, généralement avec des lignes ferrugineuses concentriques. Plus grand exemplaire vu : 103 x 87 x 36, collection DAUTZENBERG à Bruxelles.

Les premières descriptions des parties molles de l'animal sont dues à FISCHER-PIETTE (1935) :" .... sole pédieuse .... beige orange (tirant sur le kaki dans l'un des exemplaires), ... colonne du pied ... noir-bleu, le manteau, très mince, beige, bordé de papilles".

- Individus jeunes : Nous sommes à même d'apporter une première description des juvéniles car aucune donnée n'existait jusqu'à présent dans la littérature sur les individus de taille inférieures à 10 mm . Nous avons observé , dans la région de Galèria (Corse) de nombreux très jeunes individus de 2 à 5mm de diamètre. Les plus petits (2-3mm) ont une coquille conique , sans costulation visible, avec une dizaine de rayons blancs tranchant sur la coloration sombre de la coquille. Au delà de 5mm de grand diamètre la coquille s'évase et la costulation apparaît, les côtes se renforçant graduellement. La coloration est alors caractéristique, avec des bandes beige clair concentriques très visibles déformées en étoile au niveau des côtes et séparées par des bandes noires et une région apicale montrant les

caractéristiques juvéniles.

III-3 Variabilité de l'espèce

L'espèce est polymorphe : les formes les plus fréquentes sont la forme rouxii, (Patella rouxii Payraudeau 1826 à coquille conique élevée à côtes faibles, et la forme lamarckii (Patella lamarckii Payraudeau 1826) à laquelle un port aplati et des côtes fortes et variqueuses donnent un aspect étoilé . Ces formes ne sont généralement pas considérées comme déterminées génétiquement bien que des auteurs récents comme MILELA & PORCHEDDU (comm. pers.) en reviennent à favoriser cette interprétation. Sur la base de nos observations nous pensons cependant qu'il s'agit d'écomorphes. Nous n'avons pas observé de populations bien tranchées et il apparaît plausible que la forme rouxii corresponde à des substrats subverticaux et la forme lamarckii à des substrats anfractueux ou à des fissures de rocher en mode très battu, les côtes variqueuses constituant des surfaces d'appui sur les parois des fissures. Des transplantations seraient cependant nécéssaires pour confirmer ou invalider ce point de vue.

Récemment, GRANDFILS ACCINO (1982) étudiant les coquilles et les radula de deux récoltes de P. ferruginea : à Malaga et aux Iles Chafarinas observe que les exemplaires de Malaga sont de plus petite taille, le péristome et l'impression musculaire sont plus sombres, les côtes moins définies et moins uniformes. Les individus des Iles Chafarinas présentent des côtes plus rapprochées, noueuses et irrégulières, la couleur interne est plus ténue, blanchâtre, la coquille plus élevée. Ce dernier auteur rapproche les différences de caractères morphologiques de la coquille à leur situation dans la zonation et aux caractéristiques marégraphiques locales.

III-4 Distribution géographique (Carte 1)

III-4-1 **Pleistocene** : Patella ferruginea est connue à l'est de Gibraltar, et dans les Alpes maritimes, surtout dans le Tyrrhénien, associée ou non aux Strombes (BONIFAY et MARS, 1959). On la connait, au nord de Gibraltar dans des restes de repas datés du Mousterien (FISHER,1927); en Espagne, en Sicile (OTTMANN et PICARD, 1954; MARS 1956); sur les côtes françaises on retrouve P. ferruginea dans les sites du Boulevard de Belgique et de la rue de la Source à Monaco (BONIFAY, IAWORSKY et MARS 1958), dans la grotte du Vallonet à Roquebrune-Cap-Martin (MARS 1963), à la Madrague des Lecques (BONIFAY et MARS 1959) et dans le gisement de Gruissan et de Leucate entre Sète et la frontière espagnole (MARS et OTTMANN 1955).

III-4-2 **A l'Holocène,** on trouve des coquilles de P. ferruginea dans de nombreux gisements néolithiques de France continentale (BLANC 1953, COURTIN et FROGET 1970).

III-4-3 **A l'époque historique,** l'aire de répartition de l'espèce n'a pas cessé de se rétrécir ainsi qu'en témoigne la littérature :

Au XIX° siècle P. ferruginea était encore fréquente sur les côtes françaises continentales et insulaires : PAYRAUDEAU 1826, la cite comme abondante en Corse. Selon MARION (in PAULUS et MARS, 1941) l'espèce était rare à Marseille (la Pointe rouge); par contre elle ne paraissait plus exister sur les côtes du Roussillon (BUCQUOY *et al.*,1887-1888). Dans la collection de LOCARD (1892) au Museum National d'Histoire naturelle de Paris, on trouve des exemplaires de Marseille, de Porquerolles, de St Tropez, de Corse, des Baléares, de Sardaigne, de Naples, de Sicile (Palerme), d'Algerie (El- kala =

la Calle, Annaba = Bône, Matifou, Oranie) et même d'Egypte (Alexandrie) et de Grèce (BUCQUOY *et al.*, 1887-1888; CARUS, 1893; PALLARY, 1900, 1918-19 . Ces deux dernières signalisations n'ont d'ailleurs jamais été confirmées et apparaissent très douteuses. On peut donc considérer que l'aire originelle de l'espèce était limitée à la Méditerranée occidentale ainsi qu'à une petite aire atlantique à l'ouest de Gibraltar.

Dés le début du XX° siècle l'espèce se raréfie sur le littoral continental français et DOLLFUS et DAUTZENBERG , dès 1932, considèrent que P. ferruginea est cantonnée aux côtes méditerranéennes d'Espagne, de Corse et d'Algérie. L'espèce est effectivement signalée en Oranie (FISCHER-PIETTE, 1935) et près d'Alger (un exemplaire : LAURENT, 1939), mais MOLINIER et PICARD (1956) ne l'ont pas rencontrée lors de leur exploration des côtes espagnoles, de Gibraltar à la Catalogne. enfin HUELIN et ROS (1984) ne la citent pas des Iles Medes. Dans les parages du détroit de Gibraltar, FISCHER-PIETTE et GAILLARD (1959) n'ont pu observer que deux individus, tant sur les côtes marocaines qu'espagnoles.

III-4-4 **Situation actuelle :** Patella ferruginea a été signalée récemment dans les localisations suivantes : Mataga et Iles Chafarinas : GRANDFILS ACCINO (1982), GRANDFILS ACCINO et VEGA LUZ (1982) et CHRISTIAENS (1983) la citent comme abondante . Iles d'Alboran (GARCIA RASO et SALAS CASANOVA,1984), Iles Egadi, près de la Sicile: (GIACCONE et SORTINO 1974 a), Pantelleria (GIACCONE *et al.*, 1973), Dans la région de Tunis, en particulier à Zembra où elle est abondante(BOUDOURESQUE et al. 1986), elle se trouve dans les collections de L'INSTOP de Salammbô (ARNOULT, 1955); FEKIKH et GOUGEROT (1974) ont trouvé quelques coquilles mortes dans une crique située à Korbous, un peu au Sud de la source chaude d'Aïn-el-Atrous, sur la côte du Cap Bon, alors que MOLINIER et PICARD (1954) et PRUNUS et PANTOUSTIER (1974) ne la mentionnent pas de la côte du Cap Bon.
En Oranie elle a été étudiée par FRENKIEL (1975) qui la cite comme commune puisque cet auteur parle de "petites récoltes" de quelques centaines d'individus....
En Corse, elle subsiste sur la côte occidentale (MOLINIER 1960, LABOREL- DEGUEN et LABOREL 1985, LABOREL-DEGUEN 1985), aux Iles Lavezzi, entre la Corse et la Sardaigne (FRICK *et al.*, 1986). En Sardaigne elle est encore abondante (MILELA & PORCHEDDU comm. pers.). Sur les côtes continentales françaises nous n'avons retrouvé l'espèce dans aucun des différents points où elle avait eté signalée en dernier : Calanque d'Endoume (1954, communication personnelle de J. PICARD), Port-Cros et le Levant (coquille morte, communication personnelle de J.M. ASTIER), côte d'Antibes à St Raphaël.

Bien que l'éventualité de populations résiduelles ne puisse être totalement écartée on peut donc affirmer que l'espèce est éteinte sur les côtes continentales françaises. C

III-6 Etude des populations du littoral corse

L'analyse de nos comptages n'étant pas achevée nous ne pouvons donner que des indications fragmentaires sur la structure des populations de Patella ferruginea des côtes occidentales de Corse. Une première analyse de ces comptages donne les résultats suivants :

Le nombre moyen d'individus par mètre linéaire de côte (sur 146 relevés de 10m effectués sur trois campagnes en 1985 et 1987) **est de 0,79 ind./m**
Ce nombre est de 0,899 ind./m dans la région de Galéria (113 relevés en et hors réserve). Par contre il tombe à 0,42 ind./m dans les régions touristiques de la Côte occidentale (33 relevés en Octobre 1985)
Le nombre maximum d'individus observé a été de 4,4 ind./m dans un secteur d'accès difficile de la réserve marine. En comparaison BOUDOURESQUE et LABOREL-DEGUEN (1986) donnent le chiffre moyen de 0,7 ind./m dans l'île de Zembra (Tunisie) avec un

maximum de 6 ind./m.

En ce qui concerne les trois autres espèces de Patelles nous avons trouvé des chiffres de plus de 300 P. rustica et de 100 P. ulyssiponensis par 10m linéaire dans les quelques stations où nous avons procédé à des comptages de vérification pour ces deux espèces . Quand à la densité de P. coerulea , elle peut difficilement être comparée, le biotope de cette espèce infralittorale n'étant pas linéaire mais s'étendant depuis la surface à près de 10m de profondeur: la densité en dépasse souvent plusieurs dizaines d'individus au mètre carré. P. coerulea est donc l'espèce dont les effectifs sont les plus élevés et P. ferruginea celle dont les effectifs sont les plus bas.

L'effectif des populations de P. ferruginea est donc faible par rapport à celui des autres espèces de Patelles de la zone littorale méditerranéenne. Il s'agit sans doute là d'une caractéristique liée à la biologie de l'espèce et non d'une conséquence de l'action humaine, nous verrons par contre que c'est un facteur aggravant en ce qui concerne la résistance de l'espèce à la prédation humaine.

III-7 Répartition des individus par classe de taille :

Les histogrammes obtenus sur les résultats globaux de trois missions en Mai, Septembre et Octobre montrent que la proportion d'individus de moins de 10mm est respectivement de 3%, 10% et 26% (tableau 1) avec des variations saisonnières :
-**En Mai** les populations observées ont un histogramme de type unimodal avec un maximum pour les classes de taille de 20 à 30mm (29%)et de 30 à 40mm (21%).
-**En Septembre** l'histogramme est bimodal avec forte augmentation des individus de moins de 10mm et un maximum pour la classe de taille de 40 à 50mm (25%) et de 30 à 40 (23%).
-**En Octobre** la bimodalité s'accentue avec 26% d'individus de moins de 10mm et 25% de 309 à 40mm.

On peut tirer deux déductions qualitatives de ces premières observations :
La période du printemps et de l'été représente une période de croissance notable pour les individus de taille petite à moyenne, la croissance des grands individus apparait plus faible. Le recrutement (c'est à dire le moment où l'espèce apparait dans les comptages) se situe en fin d'été et en début d'automne.

III-8 Etude de quelques cas particuliers :

III-8-1 **Crique de Tizzanu** (Corse du Sud) Dans cette crique à forte fréquentation touristique de type encore familial, un comptage sur 60 m en Octobre 1985 fait apparaître un nombre moyen de 0,933 individus au mètre, chiffre élevé même pour les zones situées en Réserve (figure 1).
L'analyse des comptages montre que sur 56 individus comptés, 36 mesurent moins de 10mm de diamètre. D'autre part ces 36 juvéniles se trouvent dans 3 des 6 comptages (comptages 4 et 5 notamment), mise en évidence manifeste de l'arrivée récente d'un essaim de larves. Si l'on sépare ce lot de juvéniles la densité tombe à 0,33 ind./m, ce qui est bas par rapport à la moyenne. De plus on ne compte aucun individu entre 50 et 60mm et 4 seulement de plus de 60 (donc seulement 4 individus de plus de 50mm sur 60m de côtes).

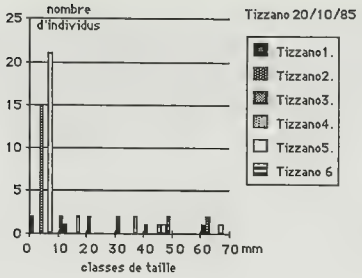


Figure 1 : Crique de Tizzanu (Corse sud), 20 Octobre 1985

Cette raréfaction des grands individus est peut être liée à la prédation estivale. La présence de nombreux kilomètres de côtes d'accès difficile permet cependant un approvisionnement en larves, par petits essaims localisés entraînant de fortes différences entre stations dans le petites classes de taille.

III-8-2 : **Port de Cargèse** (Corse du Sud) Un comptage sur 50m sur les rochers battus auprès du petit port ne permet de trouver que trois individus (fig.2) mesurant entre 20 et 40mm de diamètre.

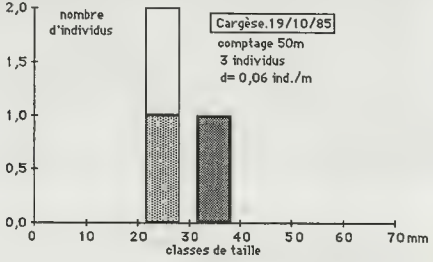


Fig.2 : Abords du Port de Cargèse (Corse du Sud)

Non seulement la densité est très faible (d=0,06 ind./m) mais juvéniles et gros individus manquent, la prédation et l'éloignement des stocks de géniteurs pourraient être la cause de cette distribution. On pourait multiplier les exemples dans les zones très fréquentées. Ainsi au Nord de Calvi, en pleine zone d'aménagement touristique, un suivi sur plusieurs centaines de mètres de la côte granitique et battue n'a montré en tout que deux petits individus .

III-8-3 : **Elpa Nera** : en comparaison avec les cas précédents, les comptages faits à Elpa Nera, zone d'accès difficile au sein de la Réserve marine de Scandola montrent (Fig. 3) un chiffre moyen

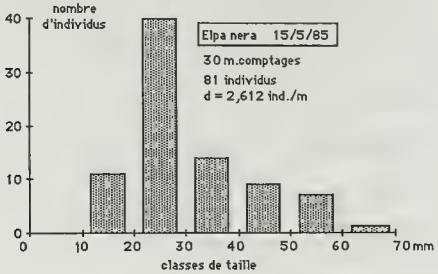


Fig. 3 : Elpa nera, Réserve marine de Scandola, 15 Mai 1985.

très élevé (2,6 individus au mètre), une absence (due à la saison précoce?) d'individus juvéniles compensée par une fréquence élevée dans les autres classes de taille et surtout par une abondance de jeunes mâles de 20 à 30mm représentant sans doute un fort apport de larves des années précédentes. Une telle population peut être considérée comme vigoureuse et fertile.

III-8 Recrutement :

Il est visiblement très irrégulier en Corse comme dans l'île de ZEMBRA (BOUDOURESQUE et al. 1986). Dans beaucoup de stations les individus de moins de 10mm sont rares ou absents quelle que soit la saison mais les histogrammes reproduits plus haut indiquent un accroissement de la proportion de très jeunes individus de Mai à Octobre. Les raisons de cette irrégularité seront développées dans la deuxième partie de cette note.

III-9 Prédation et mortalité :

En l'absence de données fines, nos observations sur le terrain comme sur les populations transplantées à Port Cros (LABOREL-DEGUEN 1988) laissent entendre que la mortalité par les prédateurs naturels, crabes (notamment Eriphia spinifrons) et Goélands (comm. pers. Mr THIBAULT) serait élevée pour les petites classes de taille et deviendrait faible pour les gros individus femelles à la fois camouflés et protégés par une formidable coquille. La prédation humaine, par contre, augmente avec la taille.

IV CONCLUSIONS

La prédation humaine semble être un des éléments les plus importants conditionnant à terme la survie de l'espèce, beaucoup d'histogrammes correspondant à des zones de forte fréquentation montrent en effet une disparition des classes de taille au dessus de 40mm, caractéristique de la prédation humaine (choix des individus de grande taille). Cette disparition des individus de grande taille, tous femelles, entraîne l' interruption de la reproductionsur le site, l'approvisionnement en larves devenant de plus en plus aléatoire.

L'espèce a toujours été consommée par l'homme dans toute l'étendue de son aire de répartition, mais la faiblesse des effectifs humains et l'inaccessibilité relative des côtes rocheuses très battues ont fait en sorte que cette prédation a peu affecté pendant longtemps les populations .

La taille de la Patelle géante, la beauté de sa coquille (y compris chez les jeunes individus) en font maintenant une cible privilégiée pour le touriste venu à pied ou en bateau (les points de mouillage de beau temps sont particulièrement dépeuplés, même à l'intérieur des réserves). Les collectionneurs et les enfants représentent une source de prédation non négligeable et les pêcheurs à la ligne utilisent l'espèce comme appât.

Enfin la pollution des eaux, faisant disparaître les espèces algales dont se nourrit l'animal constitue sans doute un facteur aggravant aux alentours des centres urbains. On peut donc dire que le développement de l'urbanisation et du tourisme d'été sur les côtes corses entraîne une prédation qui ne sera arrêtée que par la disparition de l'espèce.

Il n'est pas facile de surveiller des populations de Patelles, même dans un secteur protégé. La présence de gros individus au milieu de très nombreuses Patelles plus petites comprenant à la fois des P. ferruginea et des individus autres espèces, donne une fausse impression d'abondance. L'impression ressentie par le touriste moyen est seulement qu' "en Corse les arapèdes deviennent plus grosses qu'ailleurs". Par ailleurs le touriste (ou l'autochtone) éprouve des difficultés psychologiques à étendre à de simples mollusques littoraux la protection qu'il appliquera à des animaux ou à des plantes supérieurs (C.H. BIANCONI, comm. pers.). Sur le plan pratique, lorsqu'un garde saisit des individus récoltés en fraude, non seulement le rejet à l'eau du matériel saisi est inopérant (puisque l'animal ne dispose d'aucun moyen pour revenir à son biotope d'origine et est dévoré par les prédateurs) mais encore, même si l'on oblige le contrevenant à remettre les mollusques là où il les a récoltés, de nombreux individus, dont la sole pédieuse a été entamée par le canif du récolteur, ne peuvent se fixer au rocher et meurent .

Les difficultés apparues lors des essais de transplantation que nous avons réalisés (LABOREL-DEGUEN 1988) montrent qu'un minimum de foyers de peuplement doivent obligatoirement subsister sur les côtes de Corse et des différents secteurs où l'espèce est encore présente et que si ces foyers disparaissent il sera à peu près impossible de les recréer par transplantation.

Dans ces conditions il est évident que l'action de protection doit être massive et immédiate si l'on veut parvenir à un résultat durable et se résumer à une interdiction totale de prélèvement en tout lieu et en toute saison, doublée d'un effort d' information du public .Nous avons dans ce but réalisé une fiche d'information qui est distribuée par les gardes de la réserve de Scandola.

V : BIBLIOGRAPHIE :

Arnould M., 1955. La collection de Mollusques testacés de la Station océanographique de Salammbô. A. Archaeogastropoda. I Zeugobranchia, II Patellacea (Docoglossa), III Trochacea. Bull. Stn. oceanogr. Salammbô. Tun. 51 : 3-21.

Baghdighian S., Escoubet P., D'Hondt J.L., Laborel-Deguen F., Riva A., Vicente N., 1987. Les Invertébrés , *in* BEAUFORT, Livre rouge des espèces menacées en France , T. 2. Espèces marines et littorales. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Fasc. 43-49 : 209-237.

Blanc J.J., 1953. Le gite d'Ellianac (Cassis, B.-du-Rhône). Provence historique. Fr., 3 : 1-14.

Bonifay E. et Mars P., 1959. Le Tyrrhénien dans le cadre de la chronologie quaternaire méditerranéenne.Bull. Soc. geol.Fr., (7),I : 62-78.

Bonifay E., Iaworsky G. et Mars P., 1958. Nouvelles coupes dans le Quaternaire de Monaco et ses environs. Bull. mus. Anthrop. prehist.,Monaco, 5 : 85-118.

Boudouresque C.F., Laborel-Deguen F., 1986. Patella ferruginea, in . Le benthos marin de l'île de Zembre (Parc National; Tunisie), Boudouresque C.F., Harmelin J.G. et Jeudy de Grissac A. édit., GIS Posidonie publ., Fr. : 105-110.

Bucquoy E., Dautzenberg P., Dolfus G., 1887-1888. Les Mollusques marins du Roussillon. Tome II : Pélécypodes. Fr : 1-884, 99 pl. h.t.

Carus J.V., 1893. Prodromus faunae mediterraneae sive descriptio animalium maris mediterranei insularum quam comparata silva rerum quatenus innocuit adiectis locis et nominibus vulgaribus eorumque auctoribus in commodum zoologorum. Vol.2 : Brachiostomata, Mollusca, Tunicata, Vertebrata. Schweizerbartsche Verlagsandlung, Stuttgart, Germ., i-ix, 1-850.

Courtin J., Froget C. 1970. La station néolithique de l'île de Riou (Sud de Marseille, B.du-Rh.).Etude géologique et archéologique. Bull. Mus. Anthropol. préhist. Monaco, 15 : 147-157.

Christiaens J.,1983. The genus Patella along the coast of Malaga (Spain). La Conchiglia 15 (166-167) : 15-17.

Frenkiel L., 1975. Contribution à l'étude des cycles de reproduction des Patellidae en Algérie Pubbl. Staz . zool. Napoli, Italie, 39 (Suppl.) : 153-189.

Fekikh M., Gougerot L., 1974. Liste commentée des gastéropodes testacés marins recueillis dans le dépôts littoraux actuels du Golfe de Tunis. Bull. Inst. oceanogr. Pêche Salammbô, Tun. , 3 (1-4) : 165-232.

Fischer P.H., 1927. Coquilles récoltées par Miss Garrod dans le gisement moustérien de la Devil's Tower (Gibraltar). J. Conchyol., Fr.,71 (4) :384-394.

Fischer-Piette E., 1935. Systématique et biogéographie. Les Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord. J. Conchyol., Fr. 79 : 5-66, 4 pl.h.t.

Fischer-Piette E., Gaillard J.M., 1959. Les Patelles au long des côtes atlantiques ibériques et nord marocaines. J. Conchyol. Fr., 99 (4) : 135-200.

Frick H., Boudouresque C.F., Harmelin J.G., Laborel-Deguen F., Laborel J., Meinesz A., Vacelet J., Verlaque M. 1986. Le benthos littoral des îles Lavezzi. Première contribution. Trav. scient. Parc. nat. reg. Rés. nat. Corse. Fr.,7 : 1-133.

Garcia Raso J.E., Salas Casanova C.,1984. Aportaciones al conocimiento de la fauna y flor litoral de la isla de Alboran (Espana). Sabega , 28 :75-81.

Giaccone G., Sortino M., Solazzi A., Tolomio C., 1973. Tipologia e distribuzione estiva del vegetazione sommersa dell'isola di Pantelleria. Lav. Ist. bot. Giard. col. Palermo, Ital., 2 : 103-119, 6 pl., 3 tabl. h. t.

Giaccone G., Sortino M., 1974 . Zonazione della vegetazione marina delle Isole Egadi (Canale d Sicilia). Lav. Ist. bot. Giard. col. Palermo, Ital., 25 : 166-183. 7 pl., 4 tabl. h. t.

Grandfils Accino R.,1982. Contribucion al conocimiento de Patella ferruginea (Gmelin, 1789 Iberus 2 : 57-69.

Grandfils Accino R., Vega Luz R.,1982 . Il genere Patella lungo la costa di Malaga (Spagna). La Conchiglia 14 (158-195) : 6-9.

Huelin M.F., Ros J., 1984. Els Moluscs marins de les Illes Medes. Els sistemes naturals de les illes Medes. ROS J., OLLIVELLA I., GILI J.M. edit. , Institut d'Estudis Catalans, Barcelona Spain : 475-504.

Laborel-Deguen F. 1985. Biologie et répartition de Patella ferruginea . Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat . Corse., Fr., 2 : 41-48.

Laborel-Deguen F. 1988. Essai de réintroduction de Patella ferruginea Gmel. dans le Parc national de Port Cros (Var) France. Rec. trav. Scientif. Parc National Port Cros. , 14 141-146.

Laurent P., 1939. Une collection de coquilles recueillies à Gouraya, département d'Alger pendant l'hiver 1936-1937. J. Conchiol. Fr., 83 (4) : 318-326.

Mars P., 1956. Faunes malacologiques du Pliocène et du Quaternaire de Milazzo (Sicile).Bul. Mus. Hist. nat. Marseille, XVI : 33-51.

Mars P., 1963. Les faunes et la stratigraphie du Quaternaire méditerranéen. Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, (28), 43 : 61-97.

Mars P. et Ottman F., 1955. Sur quelques gisements de Quaternaire marin du Bas-Languedoc Bull. Mus. Hist. nat. Marseille. : 133-139.

Molinier R. ,1960. Etude des biocénoses marines du Cap Corse. Vegetatio, Netherl., 9 (3-5) 121-192, 217-312, 1fig. et 2 Tabl. h.t.

Molinier R. et J. Picard, 1956. Aperçu bionomique sur les peuplements marins littoraux des côtes rocheuses méditerranéennes de l'Espagne. Bull. Trav. publ. Stn. Aquic. Pêche Castiglione. N.S, Alg., 8 : 251-268.

Muniz-Solis R. 1972. El genero Patella y su dispersion en las costas marroquies. Cuad.Bibl.Esp.Tetuan,6 :1-77.

Ottman F., Picard J., 1954. Sur quelques mouvements tectoniques récents sur les côtes nord et Est de la Sicile. C.R.Seances Acad. Sci., Fr.,239 : 1230-1231.

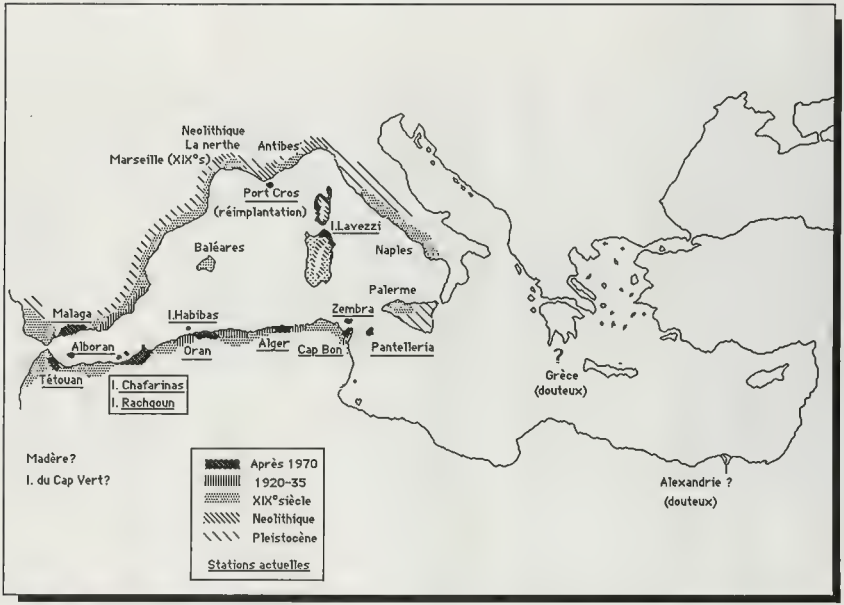
Payraudeau B.C.,1826. Catalogue descriptif et méthodique des Annelides et Mollusques de l'île de Corse. Paris.

Pallary P., 1900. Coquilles marines du littoral du département d'Oran. J. Conchyol., Fr.,48 : 211 -503,11pl. h. t.

Paulus M., Mars P., 1941. Guide malacologique des environs de Marseille. Deuxième partie. Catalogue des principaux Mollusques marins du Golfe de Marseille : Solénogastres, Polyplacophores, Gasteropodes. Bull. Mus. Hist. nat. Marseille, Fr., 1 (3) : 227-247.

Peres J.M. et Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. Rec. Trav. Stn. mar. Endoume, 31 : 1-137.

Prunus G., Pantoustier G., 1974. Etude écologique des zones littorales rocheuses du golfe de Tunis et leurs peuplements d'Isopodes. Bull. Inst. oceanogr. Pêche Salammbô, Tun. 3 (1-4) : 153-164.



CARTE I Répartition de *Patella ferruginea* en Méditerranée

CARTE II Répartition actuelle de *Patella ferruginea* en Corse

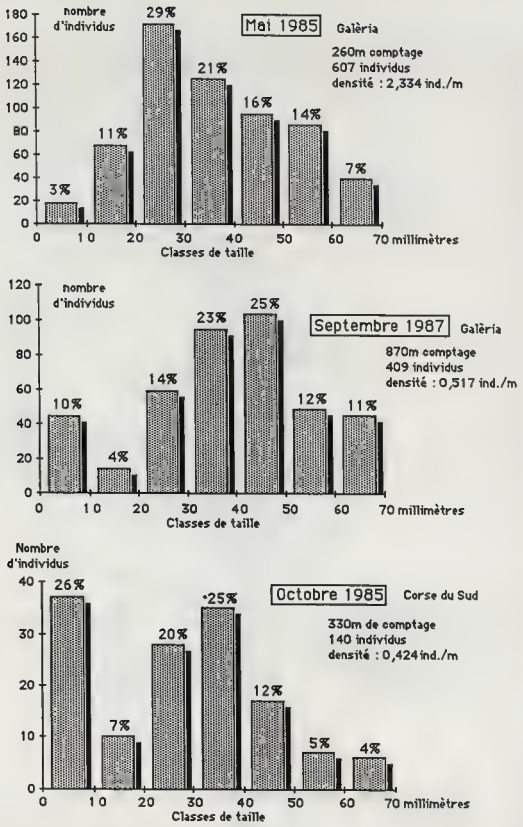


Tableau 1 : Evolution saisonnière de la répartition des différentes classes de tailles des populations corses

Haliotis - vol. 10, 55-62, 1990

NOUVELLES DONNEES SUR LA PATELLE GEANTE Patella ferruginea Gmelin EN MEDITERRANEE

II : Ecologie, Biologie, Reproduction

par
Françoise LABOREL-DEGUEN* et Jacques LABOREL*

LBMEB Faculté des Sciences de Luminy. 70 route Leon Lachamps, Case 9O1- 13288 MARSEILLE Cedex 9, FRANCE.

Key words : GASTROPODS, MEDITERRANEAN, LITTORAL ECOLOGY
Mots clé : GASTEROPODES, ECOLOGIE LITTORALE, MEDITERRANEE

NEW DATA ABOUT THE GIANT MEDITERRANEAN LIMPET *PATELLA FERRUGINEA* GMEL. : Part II, Ecology, biology and reproduction.

Abstract : Patella ferruginea Gmelin (MOLLUSCA, Gastropoda, Prosobranchia, Archéogastropoda, Patellina, Patellidae) lives in the lower part of the midlittoral zone (excluding infralittoral fringe) and feeds on grazing encrusting algae mostly Ralfsia verrucosa . It has strong homing reactions, the "home" often showing an annular development of calcareous algae living in the shade of the shell rim. Small swarms of juveniles (from 2 to 5mm) appear in summer and autumn and are often born on the shell of adults. Larval and early juveniles life and ecology are not known but the big size and small number of eggs suggest a short pelagic stage.

Résumé : Patella ferruginea Gmelin (MOLLUSCA, Gastropoda, Prosobranchia, Archéogastropoda, Patellina, Patellidae) est une grosse espèce du médiolittoral rocheux méditerranéen en mode battu. L'espèce se nourrit d'algues encroutantes. Les réactions de "homing" sont fortes . Les juvéniles apparaissent en fin d'été par petits essaims et sont souvent portés sur la coquille des adultes. La durée de la vie larvaire et l'écologie du juvénile restent à préciser mais la grosseur et le faible nombre des oeufs suggèrent une courte vie pélagique.

NOTA Cet article est tiré d'une communication présentée au Colloque international sur les espèces marines à protéger de Méditerranée, Carry le Rouet , Novembre 1989.

I BIOLOGIE ET ECOLOGIE

I-1 : Habitat et place dans la zonation :

Patella ferruginea est inféodée à la partie inférieure de l'étage médiolittoral (PERES

& PICARD 1964), juste au dessous des Chthamalus et légèrement au dessus des premiers thalles de Lithophyllum lichenoides, lorsqu'une formation construite à base de cette corallinacée se développe. Dans cette zonetrès étroite, qui est en général assez nue, les espèces algales les plus fréquentes sont Ralfsia verrucosa et Rissoella verruculosa (cette dernière sur les côtes non calcaires)avec des Cyanophycées encroûtantes et de petits thalles de Neogoniolithon notarisii, corallinacée qui devient plus abondante à la partie inférieure de la zone (MOLINIER 1960).

Patella ferruginea partage le littoral rocheux avec trois autres espèces du même genre, possèdant des caractéristiques écologiques et morphologiques bien différentes. :

Patella rustica L., petite forme (moins de 40mm), à coquille épaisse, plus ou moins brunâtre, finement striée, conique. Très résistante, capable de monter haut dans la zone des Chthamales , elle vit en populations denses, plusieurs centaines d'individus au mètre carré.

Patella ulyssiponensis Gmelin (= P. aspera Röding) : petite, à coquille plus mince et aplatie marquée d'un petit nombre de grosses côtes plates et blanchâtres. Cette espèce vit au même niveau que P. ferruginea mais peut descendre un peu plus bas. Elle est moins abondante que P. rustica.

Patella coerulea L., qui atteint 60mm de diamètre, à la coquille mince et très plate (souvent couverte d'algues photophiles) et un intérieur nacré à reflets bleus . Cette belle espèce vit plus bas que les autres, dans l'étage infralittoral jusqu'à près de 10 mètres de profondeur.

Les territoires de ces quatre espèces, quoique proches, ne se superposent donc pas. Il en est de même de leurs modes de vie.

I-2 Les mouvements :

Patella ferruginea peut rester de longues heures immobile. Deux types de mouvements sont observables, dépendant des conditions météorologiques ils ne se produisent que lorsque le littoral est régulièrement battu (mais nous n'avons pu effectuer d'observations par forte mer)

I-2-1 : **Mouvements respiratoires** : la coquille se soulève par rapport au substratum, avec ou sans un léger changement d'orientation de la coquille par rapport au pied qui reste immobile, cette élévation dure de une à deux minutes puis la coquille s'abaisse à nouveau et se colle étroitement au rocher.

I-2-2 : **Déplacements** : Dotée, comme la plupart des Patelles, de réactions de homing, P. ferruginea peut s'écarter, pour se nourrir, de quelques mètres de son "domicile", découvrant ainsi celui-ci : l'empreinte ronde et nue du pied est entourée d'une auréole mauve ou blanchâtre du diamètre exact de la coquille. Cette auréole est due au développement de Corallinacées encroûtantes sur la roche dans l' espèce d'aquarium naturel correspondant à la cavité palléale de l'individu. La vitalité des Corallinacées semble diminuer en cas de longue immobilité au soleil par beau temps et calme plat, elles blanchissent et disparaissent en quelques semaines en cas d'abandon du "domicile". La durée des déplacements trophiques est variable, nous en avons observés qui duraient plus de dix jours. En cas de déplacement expérimental hors des limites de son biotope, les individus ne peuvent y revenir par leurs propres moyens : nous avons placé à plusieur reprises un groupe d'individus adultes dans une flaque infralittorale (profondeur 0,30m). L'observation a montré chaque fois qu'au bout de 24 heures les Mollusques n'avaient pu adhérer sur les Cystoseires tapissant la paroi et finissaient par devenir la proie des Crabes.

I-2-3 **Influence des facteurs extrêmes** : Nos observations en aquarium en Février 1985 au cours desquelles la température de l'air est tombée pendant quelques heures à 10° au dessous de zéro et l'eau à +5° ont montré un état de stress apparent pour les individus qui étaient totalement émergés (coquilles pendantes, flaccidité corporelle accusée), alors que ceux qui étaient en partie immergés ne présentaient pas de réactions particulières. Tous les individus ont d'ailleurs récupéré lorsque la température de l'eau est remontée à 14°. Aucune expèrience de résistance aux fortes températures estivales n'a pu être faite faute d'un matèriel adapté, l'observation *in situ* en période de calme plat estival a seulement montré une inactivité complète des gros individus, de jour comme de nuit.

En ce qui concerne les baisses temporaires du niveau marin dues à la persistance de conditions anticycloniques, celle, pourtant considérable, (près de 45cm de dénivellation pendant près d'un mois de calme plat) de Janvier-Février 1989 ne semble pas avoir eu d'effet important sur les populations de P. ferruginea transplantées par nous à Port Cros, alors qu'une forte mortalité était observée sur les Patella rustica des côtes varoises.

I-3 Nourriture :

Une première liste des espèces consommées a été donnée par LABOREL-DEGUEN et VERLAQUE (FRICK *et al.*, 1986) pour la région des Iles Lavezzu au mois de Mai. Les contenus stomacaux obtenus dans la région de Scandola à la même période de l'année (déterminations M.

VERLAQUE) ont donné la liste suivante :

	Lavezzi(1 cont.) (Mai 1985)*	Scandola (7 cont.) (Mai 1985)
Cyanobactéries		
filamenteuses	ac	-
en mamelon	cc	0 à c (2/7)
points noirs	c	-
Phaeophyceae		
Ectocarpaceae	cc	-
Ralfsia verrucosa	ac	ac à cc (6/7)
Sphacelaria sp.	r	-
Chlorophyceae		
Blidingia chadefaudi	-	0 à c (1/7),ep. Rissoella
Bryopsidophyceae		
Cladophora sp.	r	-
Bangiophyceae		
Bangia ou Erythrotrichia	r	
Florideophyceae		
Acrochaetium sp	r	-
Corallinaceae indet.	ac	+ à ac (5/7)
Fosliella sp	+	-
Peyssonellia armorica	c	-
Polysiphonia spp.	-	+ (2/7)
Porphyra sp.	-	0 à r (1/7)
Rissoella verruculosa	-	c à cc (7/7)

* Données *in* FRICK *et. al.*1986)

Le faible nombre de contenus stomacaux analysés ne permet de mettre en évidence qu'une préférence pour les Ralfsia et les Rissoella, algues importantes localement. Les populations de P. ferruginea étant aussi bien observées dans des régions calcaires comme dans des régions cristallines, la présence de l'algue calcifuge Rissoella dans le régime de l'espèce ne peut correspondre à une nécéssité mais plutôt à un choix local et peut être aussi saisonnier. En aquarium, les individus que nous avons gardé plusieurs semaines broutaient des Ralfsia et des Chlorophycées filamenteuses.

II REPRODUCTION ET CROISSANCE

II-1 Période de reproduction

D'aprés FRENKIEL (1975) la maturité de P. ferruginea débute en Août en Algérie et culmine en Septembre pour la quasi totalité de la population, elle est achevée en Décembre. L'ovaire mur est rougeâtre, le testicule a une coloration blanchâtre . Les premières

maturations n'ont lieu que pour une taille supérieure à 20 mm . Les individus sont d'abord mâles puis changent de sexe quand le diamètre de leur coquille atteint 35 - 45mm.

L'influence de la température est nette sur la maturation : l'émission des gamètes se produirait sous l'action conjuguée des chocs thermiques dus au refroidissement hivernal, à l'alternance des phases d'émersion et au chocs des vagues . Les premières émissions ont lieu chez les individus de petite taille, tous mâles : les gamètes mâles sont émis de Septembre à Décembre, les ovules surtout en Novembre. Le repos sexuel est total de Janvier à Juillet.

Nos observations corroborent les données de FRENKIEL (1975). Nous avons suivi la maturation des gonades par la méthode de WRIGHT et LINDBERGH (1979) sans observer l'émission spontanée des produits sexuels in situ (sauf sur quelques males); mais nous avons pu l'obtenir en aquarium en Novembre 1985, les mâles ayant commencé à émettre des produits sexuels vers 18° et les femelles vers 13°.

II-2 Vie larvaire.

Le manque de données est complet pour cette période du cycle de Patella ferruginea. Les essais de fécondation in vitro entrepris par nous n'ont pas abouti faute d'un contrôle satisfaisant des conditions de milieu en aquarium et il serait intéréssant de les reprendre dans le cadre d'un laboratoire bien équipé pour l'étude des Mollusques. Il est vraisemblable en raison de la taille élevée des ovocytes (diamètre 200µ) et de leur forte densité, que les stades pélagiques sont de durée courte (quelques jours). Il se pourrait aussi qu'après la métamorphose le juvénile passe quelques mois dans un autre biotope, l'étage infralittoral par exemple au niveau de la ceinture de Cystoseires où sa petite taille le rendrait difficilement détectable.

Enfin l'arrivée des larves n'est pas régulière : les comptages du mois d'Octobre présentés plus haut (première partie) font ressortir une abondance de jeunes individus localisée dans certains relevés et leur absence complète dans des comptages effectués à quelques centaines de mètres de distance. Ceci suggére l'arrivée ponctuelle et irrégulière dans le temps de petits essaims larvaires. Ce phénomêne a été noté aussi bien dans la réserve de Scandola qu'à l'extérieur de celle ci.

II-3 Le problème de la phorésie chez les jeunes individus

Nous avons déja signalé la présence fréquente, sur des coquillles de grande taille, de jeunes individus, en général de moins de 10mm de diamètre (à part une observation d'un individu de 22mm) dont il ne semble pas qu'il s'agisse de mâles nains quoi que nous ne puissions exclure totalement cette hypothèse (suggérée par P. ARNAUD, comm. pers.)

En l'absence de nouvelles données permettant de choisir entre l'hypothèse d'un attrait particulier et celle d'une fixation au hasard, nous nous bornons à rappeler ici que ce phénomène peut jouer un rôle dans l'élimination de l'espèce par prédation (puisque prélever un adulte amène souvent à détruire plusieurs jeunes avec lui).

III-4 Le problème de la croissance

L'étude de la croissance se heurte à deux types de difficultés : d'abord le problème du suivi individuel des individus *in situ*, d'autre part des difficultés dans l'estimation précise des dimensions de la coquille.

Le premier problème devrait théoriquement être résolu par le marquage, mais les techniques que nous avons expérimentées (tâches de peinture ou de résines, fixation de marqueurs en plastique etc.) n'ont donné que peu de résultats durables, soit que les marqueurs aient une mauvaise tenue, soit que les procédés utilisés augmentent la visibilité du spécimen, donc sa vulnérabilité aux prédateurs (ceci est particulièrement probable sur les jeunes individus et dans les zones de forte fréquentation touristique). Des expèriences de marquage par l'AlizarineB, destinées à mettre en valeur l'accroissement du bord coquiller n'ont pas donné de résultats nets. Les seuls individus que nous ayons suivi de façon indubitable sur plusieurs années sont des adultes de moyenne à grande taille localisés dans des criques très peu accessibles.

Le second problème, celui de la précision des mesures, vient d'abord des difficultés dues au milieu et de l'espèce elle même. Des accroissements négatifs de plusieurs millimètres sur un an ont été souvent notés sans que l'on puisse faire la part entre les imprécisions de la méthode et d'autres causes. La présence de côtes donnant à la coquille un aspect étoilé (*f. lamarckii*) pourrait être la cause de certains de ces accroissements négatifs, soit parce que deux mesures successives ont été effectuées le long de deux séries de côtes d'inégale grandeur, soit par suite de la rupture ou de l'érosion d'une côte, soit enfin par suite d'un rétrécissement réel de l'ouverture du à la formation d'une varice de conformation au substratum.

Cependant quelques séries de mesures suggèrent une forte croissance annuelle chez les individus jeunes, devenant plus faible avec l'âge : un individu bien identifié a été suivi de Juillet 1983 à Septembre 1987, durée pendant laquelle les mensurations de sa coquille ont passé de 55x40x15mm à 69x52x27mm. Cette croissance s'est d'ailleurs faite par à coups avec des périodes de croissance rapide et de stagnation.

Dans l'état actuel de nos connaissances, nous pensons que l'accroissement de la coquille répond à deux rythmes distincts : d'une part le rythme saisonnier de la croissance biologique et d'autre part le rythme irrégulier des changements de domicile. En effet, à chaque changement

la Patelle doit sécréter très rapidement les matériaux nécéssaires pour parfaire l'ajustement entre la coquille et le substrat et on peut alors avoir des élargissements ou des rétrécissements rapides, parfois localisés à un seul secteur de la coquille. Une fois ces changements réalisés, (nos expériences de transplantation ont montré que la durée du phénomène était l'ordre de une à deux semaines) l'accroissement en épaisseur reprend. Les nombreuses varices observées sur la coquille de nos échantillons correspondent vraisemblablement à ce rythme irrégulier du changement de domicile.

IY CONCLUSIONS

Patella ferruginea est une espèce parfaitement adaptée à son milieu médiolittoral et supportant bien les conditions ecologiques extrêmes. Elle ne peut par contre s'en éloigner ni vers le haut ni vers le bas et occupe donc un habitat pratiquement linéaire, épousant le trait de côte. Sa faible densité naturelle de population, la grande taille que peuvent atteindre ses individus, ainsi que la taille élevée, la densité et le petit nombre de ses oeufs suggèrent une stratégie de croissance de type K.

D'autre part un certain nombre de facteurs biologiques intrinsèques paraissent aggraver la raréfaction de l'espèce :

- la faible fertilité de l'espèce (FRENKIEL 1975) .

-l'extrême étroitesse de son biotope, pratiquement linéaire, le plus limité en altitude de toutes les Patelles méditerranéenes.

-Le fait que les patelles changent de sexe avec l'âge, les plus grands individus étant femelles, entraine une prédation sélective qui peut être dramatique dans une station donnée.

-La courte durée supposée de la vie larvaire et le faible nombre de larves (oeufs gros et peu nombreux) entrainent enfin des difficultés de recrutement dés qu'une population commence à décliner.

-La présence courante de jeunes individus fixés sur la coquille de grosses Patelles adultes (LABOREL-DEGUEN 1985) entraine également une prédation involontaire au niveau des très jeunes individus.

L'urbanisation et l'augmentation de la prédation humaine sur les individus femelles, (les plus gros), entraîne donc une raréfaction des essaims larvaires et un déséquilibre capables de faire disparaitre l'espèce de son biotope naturel ainsi que cela s'est déja produit sur les côtes continentales françaises.

V : REMERCIEMENTS :

Nous remercions la Direction du Parc Régional de Corse ainsi que l'équipe de la Réserve Marine de Scandola et tout spécialement Monsieur Charles Henri BIANCONI sans lequel aucun travail suivi n'aurait été possible.

VI : BIBLIOGRAPHIE :

Boudouresque C.F., Laborel-Deguen F., 1986. Patella ferruginea, in . Le benthos marin de l'île de Zembre (Parc National; Tunisie), Boudouresque C.F., Harmelin J.G. et Jeudy de Grissac A. édit., GIS Posidonie publ., Fr. : 105-110.

Frenkiel L., 1975. Contribution à l'étude des cycles de reproduction des Patellidae en Algérie Pubbl. Staz . zool. Napoli, Italie, 39 (Suppl.) : 153-189.

Frick H., Boudouresque C.F., Harmelin J.G., Laborel-Deguen F., Laborel J., Meinesz A., Vacelet J., Verlaque M. 1986. Le benthos littoral des îles Lavezzi. Première contribution. Trav. scient. Parc. nat. reg. Res. nat. Corse, Fr.,7 : 1-133.

Laborel-Deguen F. 1985. Biologie et répartition de Patella ferruginea , Trav. sci. Parc nat. rég. Rés. nat . Corse., Fr., 2 : 41-48.

Molinier R. ,1960. Etude des biocénoses marines du Cap Corse. Vegetatio, Netherl., 9 (3-5) : 121-192, 217-312, 1fig. et 2 Tabl. h.t.

Peres J.M. et Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. Rec. Trav. Stn. mar. Endoume, 31 : 1-137.

Wright W.G., Lindberg D.R., 1979 . A non-fatal method of sex determination for patellacean gastropods. J. mar. Biol. U.K., 59 : 803.

Collecte de Nautiles (Cephalopoda, Nautiloidea) aux îles Chesterfield, Pacifique sud. Extension de l'aire de distribution de Nautilus macromphalus Sowerby

par Paul RANCUREL
ORSTOM - 213 rue La Fayette, 75480 PARIS Cedex 10
Faculté des Sciences de St Jérôme
av. Escadrille Normandie Niemen, 13375 MARSEILLE Cedex

Abstract :

Extension of the distribution area of Nautilus macromphalus Sowerby to Chesterfield Islands (South Pacific)
by Paul RANCUREL

The geographical distribution of Nautilus macromphalus has until now been considered to be restricted to the New Caledonian and Loyalty reefs, though drifted shells have been collected as far East as the coasts of Australia.

A trip to the Chesterfield Islands in 1978, located between New Caledonia and Australia gave opportunity to collected, drifting shells which were well preserved with traces of organic matters inside and one living specimen of Nautilus macromphalus. The collection on the surface of lagoon of this specimen cast a doubt on its origin but N.O Coriolis in 1988 caught, whilst trawling at 500 m depth, two other specimens of Nautilus macromphalus. Whilst trawling at 500 m depth, two other specimens of Nautilus macromphalus which supports its range extension westwards to the middle of the Coral Sea.

KEY WORDS : Nautilus - geographical Distribution - S. Pacific - Chesterfield Islands

---

RÉSUMÉ :

L'aire de répartition de Nautilus macromphalus Sowerby a toujours été considérée comme limitée aux récifs de la Nouvelle Calédonie et des îles Loyautés adjacentes, bien que des coquilles flottées aient été recoltées jusque sur les côtes Est australiennes.

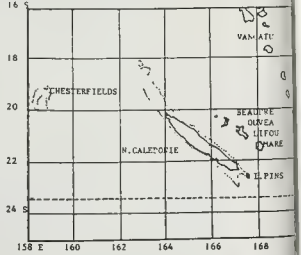
Une mission sur les îles Chesterfield (en 1978), situées géographiquement entre la Nouvelle Caledonie et l'Australie a permis de récolter, outre des coquilles flottées en parfait état de fraîcheur et présentant des traces de matières organiques, un échantillon vivant de Nautilus macromphalus. La recolte en surface, dans le lagon, de ce spécimen pouvait laisser planer un doute sur sa réelle origine, jusqu'à ce qu'un chalutage pratiqué sur fonds de 500 mètres dans le même secteur par le N.O Coriolis en 1988, ramène deux échantillons vivants authentifiant la présence permanente de cette espèce sur ces hauts fonds.

Mots clés : Nautilus - Répartition géographique - Pacifique Sud - Iles Chesterfields.

Au cours d'un voyage de routine aux îles Chesterfield (Août 1978) d'un bâtiment de la Marine Nationale basé à Noumea, Nouvelle Calédonie, nous avons eu la possibilité de récolter diverses coquilles flottées de Nautiles ainsi qu'un exemplaire vivant de Nautilus macromphalus étendant ainsi l'aire de répartition de cette espèce de 300 milles dans l'Ouest de l'aire géographique connue.

Origines : L'archipel des Chesterfield est composé d'îles basses récifales sablonneuses et de récifs immergés. Une station météorologique automatique est visitée régulièrement par un navire de la Marine Nationale qui en assure la maintenance.

L'archipel, situé par 158°E - 22°S, se trouve donc placé entre la Nouvelle-Calédonie et les côtes de l'Australie. Il est séparé des terres par des fosses profondes.



La recolte des coquilles n'a pas été systématique ni extensive, mais seulement ponctuelle, ce qui explique la faible abondance du matériel ramené.

Parmi les diverses coquilles récoltées sur divers îlots de l'archipel (île Longue et îlot Loop) nous avons relevé les espèces suivantes :

- N. macromphalus : coquilles flottées et exemplaire vivant, coquilles en bon état,
- N. pompilius : coquilles flottées, brisées à fort brisées,
- N. stenomphalus (?) : une coquille très brisée.

Les aires de répartition et de dispersion des différentes espèces de Nautilus ont été compilées et cartographiées par divers auteurs et en particulier par T. HAMADA (1977). Il ressort de la répartition des animaux vivants, ainsi que de la direction des courants dominants, que seules les aires de macromphalus et de stenomphalus se trouvent "au vent" des Chesterfield et que des dérives accidentelles auraient fort bien pu se produire.

Pourtant les positions géographiques respectives de ces aires et de l'archipel font que les vents dominants de SW auraient plutôt une tendance à une direction inverse.

L'immersion des coquilles mortes et a fortiori celles des animaux vivants, les rend fort sensibles aux courants éoliens très superficiels. Le transfert de coquilles ou d'animaux depuis la Nouvelle Calédonie jusqu'aux Chesterfield demanderait donc des conditions prolongées de calme météorologique. La signalisation

d'animaux vivants trouvés loin de leurs aires de répartition normale (N. pompilius au Sud du Japon (Kyushu) et aux alentours de Madagascar) n'implique pas nécessairement une présence permanente autochtone. T. HAMADA (1964) suivant KOBAYASHI (1960), classe les coquilles flottées et brisées en un certain nombre de catégories qu'il numérise pour faciliter la comparaison entre divers sites de récolte, entre 0 pour les coquilles intactes et en parfait état et 16 pour les plus endommagées :

1- fracture :
- 0- coquille complète
- 1- la dernière loge est presque complètement détruite,
- 2- dernière cloison endommagée,
- 3- une petite partie de phragmocone est brisée,
- 4- une grande partie de phragmocone est brisée, particulièrement sur la partie dorsale de la dernière loge.

2- exfoliation :
- 0- pas d'exfoliation,
- 1- exfoliation partielle,
- 2- exfoliation importante,
- 3- presque complètement exfolié sur un côté,
- 4- complètement exfolié.

3- Coloration :
- 0- couleur naturelle avec lustre,
- 1- Couleur presque naturelle sans lustre,
- 2- légèrement effacée,
- 3- complètement décolorée,
- 4- surface rugueuse sans couleur.

4- bande noire :
- 0- complètement conservée,
- 1- partiellement exfoliée,
- 2- marge adorale conservée,
- 3- partie adapicale conservée,
- 4- disparue complètement.

Partant de ces données, on peut envisager une estimation du voyage, des chocs enregistrés ainsi également du temps d'exposition au soleil sur le lieu d'échouage. Il est tentant en effet d'estimer que les coquilles notées "0" proviennent du lieu même de la récolte ou d'un lieu très voisin, tandis que celle notées "16" d'un lieu très éloigné. Pourtant, il serait préférable de présenter des chiffres binaires comprenant d'une part les deux premières catégories (marques colorées + exfoliation) comme résultat de chocs sur les récifs et d'autre part la somme des deux dernières catégories (marques colorées + périostracum) comme résultat de longues expositions au soleil ou dans l'eau.

Etat des coquilles :

a/ N. macromphalus : La présence de cette espèce, attestée par l'individu vivant et par la fraîcheur de certaines

coquilles récoltées en bordure du récif, n'a pu être malheureusement confirmée immédiatement par des pêches aux casiers entreprises par le patrouilleur. Une série de 5 casiers a été immergée par 300 mètres de profondeur auprès de la passe Nord de l'île Longue sans résultat. La perte de la filière, le lendemain, ne permit pas la poursuite des recherches. Les fonds très accores rendent les pêches très dangereuses par mer agitée pour les embarcations, les profondeurs de 300 mètres se trouvant très proches des rouleaux du récif. D'autres pêches seraient intéressantes à effectuer sur des fonds plus propices et moins abrupts. (voir ci-après).

Les Nautiles récoltés morts, sont en majorité des juvéniles dont les mesures sont les suivantes :

N	Hauteur	Longueur		Notation T. HAMADA
1	115 mm	(144)	juvénile vivant	0-0
2	100	128	juvénile flotté	0-0
3	100	131	juvénile flotté	0-0
4	107	(137)	juvénile flotté	0-2
5	112	151	adulte flotté	0-2,5
6	142	(179)	adulte flotté	0-2

Les mesures entre parenthèses ont été calculées à partir de la formule h = 0,238 + 0,795 L, établie en collaboration avec Josse et Barro dans un rapport non publié, le labre de la coquille légèrement brisé ne pouvant donner une mesure exacte.

L'état des coquilles est très bon, les cinq plus petites ont seulement le bord du labre ébréché, le n° 5 ne présente aucune cassure, même minime. Les trois plus gros individus montrent une disparition importante du périostracum noir nucal, ce qui doit être considéré comme normal de la part d'un composé protéinique exposé aux éléments. Les colorations brunes sont à peine affadies par un séjour au soleil (le n° 5 montre un côté de la coquille particulièrement brillant, l'autre étant mat et légèrement blanchâtre, conséquence probable d'un séjour à terre sur le sable. Les autres coquilles juvéniles, sont en parfait état et présentent même à l'intérieur de la dernière loge des traces de la fixation du muscle adducteur sous forme de pellicules de conchyoline, ainsi que des traces d'écoulement de liquide organique noirâtres. Aucune coquille ne montre la présence d'espèces phorétiques. Ces observations incitent fortement à envisager une présence immédiate de cette espèce, idée renforcée par la présence d'un individu vivant capturé de jour en surface dans le lagon de l'île Longue, à proximité de la passe Nord.

Au cours d'une mission de prospection sur les plateaux sous marins de l'archipel, le N.O Coriolis a récolté le 21 juillet 1988, deux Nautilus macromphalus vivants. La capture fut effectuée grâce à un chalut à perche de 4 m d'ouverture, par 500 mètres de fond sur le banc de Lansdowne (20 48' 14 S -160 57'14W).Malheureusement, aucune mensuration précise n'a été relevée (diamètre estimé 12cm). Ces récoltes confirment donc la

présence permanente de cette espèce dans l'archipel. (1)

b/ N.pompilius : Les deux coquilles de cette espèce récoltées sur l'île Longue ont appartenu à des animaux adultes. La hauteur des coquilles de 133 et 136 mm correspond à des longueurs totales de 167 et 171 mm, et les indices Hamada relevés sont respectivement 0-1 et 0-3.

Les couleurs des zébrures sont pâles et très nettement séparées par des bandes claires de même épaisseur. Des coquilles en notre possession, recoltées aux Nouvelles Hébrides (Vanuatu) ont des bandes dorsales coalescentes avec très peu d'espaces blancs les séparant.
D'autres part,sur les coquilles des Chesterfield, les pointes ombonales des bandes sont tronquées et n'arrivent pas au niveau de l'ombilic qui est marqué par une auréole brune.

L'état des coquilles montre un séjour assez long dans l'eau de mer par la présence de diverses colonies de Bryozoaires sur les parties dorsales et latérales, ainsi que de touffes d'algues brunes filamenteuses.

La brisure partielle de la dernière loge pourrait indiquer un voyage sur une distance moyenne, avec peu de possibilité de rencontre de récifs. En aucune façon une origine autochtone n'est à envisager.

c/ N. stenomphalus (?) : Un débris très abîmé d'une coquille de juvénile présente un ombilic profond et étroit pouvant être rapproché de celui décrit chez stenomphalus.

Toute la partie ventrale de la dernière loge a été brisée et seule la partie postérieure droite du labre a été conservée. Cette partie permet de remarquer la flammulation qui présente deux bandes interrompues dorsalement dans le blanc de la dernière loge. Cette coloration, ainsi que les mensurations (h = 102 mm ; L = 128 mm) permettent de présumer un état juvénile. La coloration des bandes est vive ; elles sont dorsalement très larges séparées par des espaces blancs étroits, donnant l'aspect dorsal d'un abdomen de langouste. Elle sont beaucoup plus larges que celles de macromphalus même en choisissant un type d'ornement proche. Le periostracum nucal est seulement en partie enlevé.

L'aspect de cette pièce donne une impression de robustesse et de densité que n'ont ni les coquilles de macromphalus ni celle de pompilius de la même taille. L'impression est subjective et difficile à chiffrer bien qu'elle soit très distinctement visible sur les photos ; la spire paraît nettement plus large que macromphalus. Des mesures prises dans le prolongement de la partie postérieure du labre donnent une épaisseur de la spire de 31 mm au niveau antérieur de l'ombilic pour 26 et 28 mm chez des macromphalus de 127 et 134 mm de diamètre total et à 46 mm d'épaisseur en arrière de l'ombilic pour 40 et 42 mm chez les macromphalus homologues. De petites colonies de Bryozoaires se remarquent sur les côtes et la paroi ventrale.

(1) Renseignements aimablement fournis par Claire Goiran qui faisait partie de l'équipe scientifique embarquée ; la mission étant dirigée par Bertrand Richer de Forges chercheur à l'ORSTOM-Nouméa

Cette piece ne pretend pas resoudre le problème de l'existence d'une "espèce" stenomphalus, qui est supposée par divers auteurs etre seulement un pompilius dont le cal n'aurait pas bouché l'ombilic (Willey 1902, Saunders 1981....)

Pourtant, la presence d'un débris de coquille aux couleurs parfaitement conservées, bien que brisée, laisse à penser qu'il provient d'une autre origine que les coquilles de N.pompilius plus dégradées, collectées avec lui. La localisation entre parfaitement dans l'aire de distribution supposée de cette "forme".

Conclusions : La recolte d'un petit nombre de coquilles de Nautiles sur l'archipel des Chesterfield et surtout la présence de coquilles fraiches et de spécimens vivants de N.macromphalus est intéressante en ce qu'elle étend la zone de distribution de cette espèce assez loin dans l'ouest de la zone d'habitat.

Que les Chesterfield ne soient qu'une "escale" pour des animaux vivants déportés depuis la Nouvelle Calédonie par les courants ou de brusques perturbations météorologiques ou ils arrivent vivants mais en mauvais etat physiologique (capture de jour, en surface et dans le lagon) ou que seules leurs coquilles abordent les recifs après que leurs occupants soient morts lors du voyage et près du but, n'impliquaient pas pour autant une présence que seules des pêches ont précisée.

REFERENCES

ANDERSON. M.A, 1940 : The Pearly Nautilus : a living fossil ; The Australian Mus. Mag. March 1940 : 112 - 115.

HAMADA. T. 1964 : Notes on the Driften Nautilus in Thailand Contributions to the Geology and Paleontology of Southeast Asia XXI. Scient. Pap. Coll. General Education. Univ. Tokyo,14 (2) : 255 - 278 - 5 pls.

HAMADA. T, 1977 : Distribution and some Ecological Barriers of modern Nautilus species. Scient. Pap. Coll. General Education Univ. Tokyo. 27 (2) : 89 - 102.

KOBAYASHI, 1960 : Some Miocene Nautiloids from Shimane and Toyama Prefectures - West Japan. Scient. Pap. Tohoku Univ. (Spec. Vol.) - (4) - Hanzawa Memorial Volume : 119 - 120

ROPER CE. F.G HOCHBERG, 1987 : Cephalopods of Lizard Island. Great Barrier Reef, Australia. Occ. Papers Mus. Victoria 3 : 15-20.

SAUNDERS. W.B. 1981 : New Species of Nautilus from Palau - The Veliger 24 . 1 : 1 - 7

SAUNDERS W.B. 1981 : The Species of living Nautilus and their distribution The Veliger. 24 : 8-17

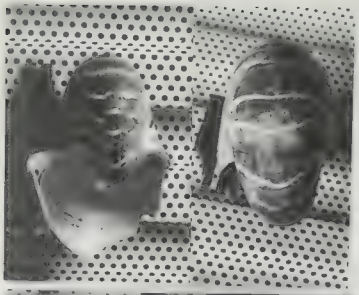
SAUNDERS W.B, 1986 : Nautilus in : Australian Shell News. 56 : 1-2

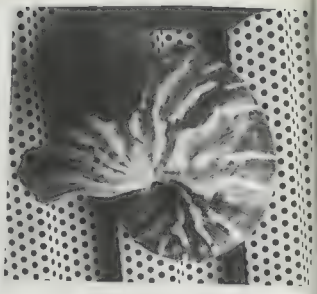
STENZEL.H.B. 1957 : Nautilus. General. Soc. Amer. Memoir, 67. 1 : 1135 - 1142.

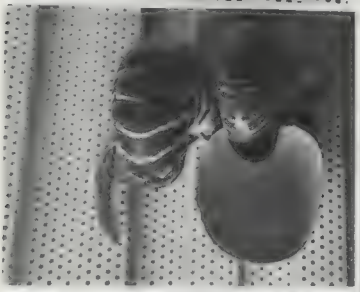
TORIYAMA. R - SATO. T, HAMADA. T & KOMALARJUN. P, 1965 : Nautilus pompilius drifts on the west coast of Thailand. Japan! Journ. Geol. Geog. 36 : 149 - 161 - 3 pls.

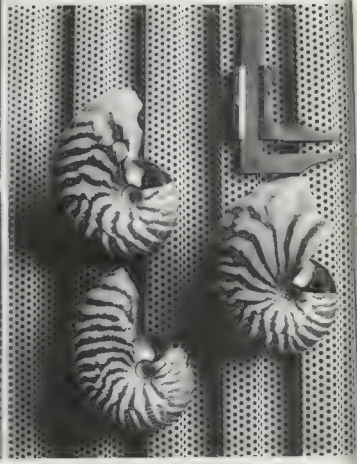
WARD. P. STONE. H, WESTERMAN. G & MARTIN. A, 1977 : Notes on animal weight, cameral fluids, swimming speed and color polymophism of the Cephalopod Nautilus Pompilius in the Fidji Island Paleobiology. 3 : 377 - 388

WILLEY. A, 1902 : Zoological results - Cambridge Univ. Press. London Part VI : 691 - 830









A-E : N. stenomphalus (?) recolte aux Iles Chesterfield (Loop)
B-C : N. stenomphalus (?) compare a N. macromphalus : Hors la difference de coloration particulierement nette, sont a remarquer les differences de largeur et de coloration entre les deux coquilles N. stenomphalus donne une impression de plus grande robustesse et de compacite.
D : N. macromphalus recoltes sur l'Ilot Loop. L'echantillon de droite etait vivant.

Contribution à la connaissance de la répartition bathymétrique de Nautilus macromphalus Sowerby.

par

Paul RANCUREL
ORSTOM - 213 rue La Fayette, 75480 PARIS Cedex 10
Faculté des Sciences de St Jérôme
av. Escadrille Normandie Niemen, 13375 MARSEILLE Cedex

ABSTRACT :

Contribution to the knowledge of the bathymetric distribution of Nautilus macromphalus Sowerby

During a survey program of deep fishing along the New Caledonian and Loyalty islands reefs, populations of Nautilus macromphalus were sampled from superficial level from and under their living zone. A distribution in bathymetrical zones, corresponding to the Nautilus sizes (i-e their ages) was developed, making in light, the preferential levels of concentration, from which, Nautilus perform their nycthemeral migrations along the reef slope.

KEY - WORDS : Nautilus - bathymetric Distribution - Population - New Caledonia - S. Pacific.

RESUME :

Au cours de pêches profondes de routine sur les récifs de Nouvelle Calédonie et des îles Loyautés, les populations de Nautilus macromphalus ont été échantillonnées depuis les couches superficielles jusqu'au dessous de leur zone de présence. La répartition en couches bathymétriques correspondantes aux tailles (donc aux ages) des Nautiles a été développée, faisant ressortir des zones de concentrations préférentielles à partir desquelles les animaux effectuent leurs migrations nycthémérales le long de la pente du récif.

Mots Clés : Nautilus - Répartition bathymétrique - Population - Nouvelle Calédonie - Pacifique Sud.

Malgré une relative abondance du Nautile, Nautilus macromphalus Sowerby, très peu de recherches ont été consacrées à l'étude in situ de cette espèce depuis les premiers et remarquables travaux que Willey a pu lui consacrer à Lifou (îles Loyauté) en 1896 et en dehors de quelques scientifiques de terrain, Arthur Martin, Peter Ward en particulier qui ont eu la possibilité de travailler aux accores du récif devant Nouméa avec l'aide de l'Aquarium de Nouméa et de l'ORSTOM. Ce n'est qu'avec l'arrivée du N.O. VAUBAN l'ORSTOM a pu disposer de moyens de prospection fiables.

Au cours de campagnes de prospection de pêche à l'aide de casiers le long de la pente du recif océanique en différents points des côtes de Nouvelle Calédonie et des îles Loyauté, la capture d'une grande série de Nautilus macromphalus Sow. a permis une approche de la connaissance des populations de ce Céphalopode.

Materiel et méthodes : Des sorties irrégulières de prospection, effectuées en fonction des disponibilités du navire, commencées en 1976, ont pu être étalées bathymétriquement de 50 à 600 mètres. Puis dès juin 1977 un programme de pêche prioritaire aux crabes y ayant été superposé, les profondeurs retenues n'ont pu couvrir que la zone comprise entre 200 et 1 000 mètres. Une absence de données entre 50 et 100 mètres va gêner considérablement l'établissement de conclusions dans la répartition bathymétrique de la population. Quoiqu'il en soit, il nous a paru interessant de publier les renseignements, mêmes fragmentaires, obtenus.

Le matériel de capture utilisé, consistait en des séries de casiers tronc-coniques de 100 cm de diamètre, à ouverture disposée sur le petit cercle supérieur. Ils étaient appâtés avec de la chair de requin et mouillés en filières de 4 ou 5 casiers aux profondeurs standards de 200-400-600-800 et 1 000 mètres. Les zones prospectées comprennent tout le Sud-Ouest de la Nouvelle Calédonie depuis la passe de la Dumbéa au Nord jusqu'à celle de la Havanah englobant l'île des Pins au Sud, ainsi que les parages des îles Loyauté (Maré, Lifou, Ouvéa, Beautemps-Beaupré).

Les récoltes ont montré une relative abondance des Nautiles dans toute cette région géographique ainsi que leur monospécificité.

L'espèce récoltée a toujours été identifiée à Nautilus macromphalus Sowerby, caractérisée par une taille maximale de 180 mm, une coloration constituée de zébrures radiales brunes (avec quelque fois des teintes roussatres) fusionnées sur l'apex dorsal de la coquille puis, vers la région ventrale, ces bandes se séparent en devenant indépendantes les unes des autres ; elles s'estompent pour disparaître complètement dans la partie la plus élargie, ne subsistant que sur les flancs. Toutes ces zébrures, confluent vers l'ombilic où elles se fondent en une teinte ocrée presque uniforme. La partie ventrale est

entièrement blanche. L'arrière de la dernière loge porte sur la spire un périostracum noir représentant le contact de la partie postérieure du capuchon de l'animal. Ce même matériel noir, se retrouve dans les consolidations de fractures de la coquille et sur le bord extrême de la loge d'habitation.

L'ombilic, profond et large, montre en son intérieur le point de départ de la spirale représenté par la dépression ombilicale de la prodissoconque. Il peut être exceptionnellement complètement percé et peut laisser apercevoir la lumière provenant de l'autre face de la coquille. Les parois de l'ombilic sont abruptes à leur base puis s'ouvrent sur les parois latérales en s'évasant légèrement. Au niveau du cal de l'auricule son diamètre est de 15 mm passant à 25 mm dans sa plus grande ouverture sur la face latérale.

L'animal lui-même ne présente pas de différences morphologiques ni de coloration avec N. pompilius et montre un bouclier dorsal brun orange semé de petits tubercules couronnés de blanc.

Au cours des campagnes, plus de 500 spécimens ont été collectés et étudiés et aucune coquille n'a présenté une coloration nettement différente de celle décrite ci-dessus. Seules la largeur et la coalescence dorsale des bandes peuvent varier ainsi que la teinte de fond des zébrures qui peuvent avoir une dominante plus rougeâtre ou plus roussâtre. Nous n'avons jamais rencontré par contre de spécimens présentant une zone blanche autour de l'ombilic pouvant le rapprocher de la description de N. stenomphalus Sow.

Cette espece, qui a été signalée par Anderson (1940) comme ayant été capturée vivante près de Maré en 1939, différerait de l'espèce calédonienne, par la présence d'une aire blanche autour de l'ombilic dont le diamètre serait la moitié de celui de Nautilus macromphalus. La perforation décrite chez N. stenomphalus se rencontre occasionnellement chez macromphalus. (Elle est par contre constante chez N. scrobiculatus dont la morphologie de la coquille est très différente.

P. Ward et coll. (1977) décrivent à ce sujet une variation de la coloration typique de N. pompilius (Variant B fig. 4) qui se rapproche de celle de N. repertus et de N. stenomphalus par la décoloration des zébrures latérales, laissant ainsi une zone claire entourant l'ombilic.

RESULTATS

I. - Répartition bathymétrique :

1.1 - Echantillonnage Janvier - Juin 1977

Afin de pouvoir etudier la répartition bathymétrique des Nautiles sur la population échantillonnée de Janvier à Juin 1977 et dans un objectif de comparaison, nous avons réduit les captures à un dénominateur commun de prises pour 5 casiers.

L'effort de pêche (PUE) sera donc considéré comme la capture moyenne par une filière de 5 casiers à chaque profondeur standard et ramené à un pourcentage de la population totale considérée. (n = 341). (Tableau 1-2 et fig. 1)
Par "juvéniles" nous entendrons : les animaux de taille inférieure à 130mm de diamètre, c'est à dire les animaux n'ayant pas encore sécrété la partie ventrale blanche de la coquille, et dont les zébrures arrivent jusqu'au bord du labre.

Par "subadultes", ceux dont le diamètre est compris entre 130 et 145mm. Ce sont des animaux dont le manteau a sécrété la plus grande partie de la loge terminale blanche, sans que la double cloison définitive ne soit encore posée et chez lesquels la gonade n'est pas encore mûre.

Par "adulte" ceux dont le diamètre est supérieur à 145 mm. La loge blanche terminale est achevée, bordée ou non de périostracum noir, la loge double est en place et les gonades sont potentiellement mûres.

La population considérée représente 341 individus collectés au cours d'une période de 6 mois ; elle ne prétend pas refléter l'image d'une répartition instantannée à un moment quelconque de ce laps de temps, mais plutôt une population moyenne au cours de l'automne austral.

Si l'on considère dans la population étudiée l'abondance proportionnelle des différentes classes par tranches de profondeur de 100 mètres, une répartition bathymétrique en fonction de la taille se dessine nettement :

a) "juvéniles" : (< 120mm) : les plus petites tailles se rencontrent entre 400 et 500 mètres, puis paraissent se concentrer autour de 500 mètres (0,65 %) et, au fur et à mesure de leur croissance progresser vers les couches supérieures, puisque quelques exemplaires (0,09 %) se rencontrent à la profondeur de 100 m. La population principale descend jusqu'au niveau des 600 mètres ou quelques échantillons ont été recueillis en Juin, ce qui paraît être le niveau de vie le plus profond pour ces animaux.

b) "subadultes" : (de 130 à 140 mm) : la population principale de ce groupe se rencontre vers 400 mètre et déborde largement par le bas dans les petites dimensions et vers le haut, jusqu'à 100 mètres, pour la classe de 140 mm dont le profil de répartition est presque identique à celui des petits adultes.

c) "adultes" : (> 145 mm) : Mêlés à la sous-population précédentes, à 400 mètres.

1 - les "petits adultes" de 150 mm de diametre, s'ouvrent largement vers la surface, et sont presents et abondants depuis 100 mètres (et souvent moins) jusqu'à la profondeur 500 mètres, qui semble être leur limite inférieure.

2 - les "gros adultes", de diamètre superieur a 150 mm, voient leur population centrée sur la profondeur de 300 metres, occupant une couche comprise grossièrement entre 150 et 450 mètres.

Il existe donc une nette segregation dependante de la taille (de l'âge) des individus, les plus jeunes etant manifestement plus abondants dans les "grands" fonds, les adultes, se cantonnant principalement dans les couches moyennes. Ces concentrations dans des couches privilegiees servent de stocks a partir desquels les animaux effectuent leurs migrations nycthemerales dont il n'est pas possible a l'heure actuelle de préciser la durée et la périodicité. L'examen de l'histogramme (fig. 5) laisse apparaître une courbe bimodale dans les frequences d'abondance des tailles, bimodalite qui se retrouve plus ou moins nettement dans les histogrammes (fig. 1) representant les frequences de taille à chacune des profondeurs prospectées, sauf aux profondeurs de 600 et de 500 m ou un seul mode est marqué.

Le problème de la coloration des coquilles pourrait ici reçevoir un debut d'explication a la lumière de cette répartition. De nombreux auteurs (et Richard Young) ont expliqué la coloration bipartite, blanche en dessous, bleue ou zebree par-dessus de certains organismes pelagiques par la tentative d'effacement de l'ombre de l'animal se detachant sur l'interface air-eau (counter shading). Sans vouloir assimiler un Nautile à un animal pelagique, la difference de localisation des jeunes à coloration totalement flammee et celle des adultes possedant toute la dernière loge entièrement blanche pourrait etre rapprochee de ce phenomene. On doit noter egalement que la partie blanche, sans flamme paraît le plus souvent correspondre à la loge comprise entre la double cloison et le labre de la loge d'habitat.

On doit noter egalement, que la zone blanche sans flamme debute au cours de la croissance, a un niveau ou seront deposes les double-cloisons de maturite et que chez les reproducteurs cette zone claire correspond à la totalité de la loge depuis les double-cloisons jusqu'au bord du labre.

D'apres les donnees recoltées (fig. 1), il semblerait que les jeunes et juveniles se cantonnent dans les couches profondes, jusqu'a 600 metres, puis au fur et a mesure de leur croissance, reportent leur habitat de 500 metres a 400 mètres pour atteindre a cette profondeur la taille a laquelle les gonades sont aptes a la reproduction (145mm). A cette taille, une remontee vers les couches superieures semble se produire (ponte ?) et les animaux occupent toute la colonne d'eau au-dessus de 400 mètres. Puis la ponte effectuee, les grands adultes se stabilisent a une profondeur optimale de 300 mètres où ils sont très abondants (1.25 %), mais répartis entre 150 et 450 m, ou ils subsistent jusqu'a leur disparition.

I.2 - Series recoltees d'Avril 1977 a Août 1978

Ces series de récoltes couvrent toute une année, mais malheureusement n'ont pu, pour des raisons de programmes prioritaires, etre effectuees à toutes les profondeurs standards et présentent donc des lacunes regrettables. Nous pensons toutefois que la publication de ces données incomplètes pourra rendre un certain service aux recherches ultérieures.

Janvier et Février : Les stations n'ont ete visitees qu'a la profondeur de 400 metres en Janvier, montrant la presence a ce niveau de toutes les classes de taille comprises entre 120 et 180 mm, les tailles les plus frequentes etant celles de 160 puis de 150 mm.

Mars : Animaux de toutes tailles (90 à 160 mm) presents entre 400 et 500 m. Les immatures etant les plus abondants à ces profondeurs, les adultes egalement presents à 400 metres, mais en faible proportion.

Avril : Pas de peche au dessous de 400 mètres. A cette profondeur, seuls sont presents des subadultes et des adultes. Les juvéniles ne se trouvent qu'au dessus de 200 metres, en petite abondance.

Mai : Presence sur toute la hauteur prospectee (100 - 500 m) des adultes avec une abondance plus marquée entre 200 et 300 mètres juvéniles peu abondants inégalement répartis sur toutes la colonne.

Juin : Pêches discontinues, avec absence à 200 et 500 m. Juveniles à 600 m et 400 m (90-110), très faibles captures de subadultes et adultes entre 400 et 200 metres.

Juillet : Entre 50 m et 400 m, pas de juveniles. Le gros de la population des adultes répartie sur toute la hauteur avec une abondance tres nette entre 100 et 200 mètres.

Août : Peches peu abondantes entre 50 et 600 mètres. Des juveniles sont cantonnes en profondeur, 400 et 600 metres, les subadultes dans une tranche moyenne, tandis que les adultes sont localisés vers les couches peu profondes.

Septembre : Comme en Janvier-Février, seules les pêches à 200-400 et 600 mètres ont pu etre effectuees avec un resultat positif à 400 m seulement, ne fournissant que des subadultes et des adultes (130-160 mm).

Octobre - Novembre - Decembre : Seules les sorties du mois de Novembre ont pu etre realisees entre 50 et 400 m, montrant une double repartition : a une profondeur moyenne de 300 - 400 m pour toutes les classes comprises entre 110 et 160 mm, puis en surface entre 50 et 100 m, pour pratiquement toutes les classes 120 - 160 mm.

Les resultats que nous presentons ici ne pretendent pas resoudre les problèmes inhérents a la répartition bathymétrique spatiale de Nautilus macromphalus, encore moins leur répartition temporelle dans la colonne d'eau devant le récif, cette dernière ne pourra être abordé que par le biais des marquages. L'irrégularité de notre échantillonnage ne fait presenter ces resultats que comme notes de terrain permettant de ne pas perdre des donnees qui pourront etre utile dans des recherches futures. La répartition bathymetrique moyenne instantanée peut être cernee avec une certaine clarte :

- Jeunes et Juveniles en profondeur entre 500 et 600 metres
- Juveniles et Jeunes adultes dans la zone des 400 mètres
- Adultes matures entre 150 et 500 mètres, avec une abondance plus importante a 300 metres.

La zone 0 - 100 metres a ete prospectee par divers chercheurs (Ward et Martin 1980) qui mentionnent la capture de gros individus matures principalement, ce qui pourrait correspondre à une migration trophique des adultes matures abondants vers 300 metres.

L'etablissement de migrations nycthemerales, qui ne pourraient jouer que sur la frange superieure de la population adulte, au dessus de 300 metres, rend beaucoup plus floue une repartition bathymetrique annuelle sur laquelle jouent également les variations hydrologiques induites par l'up-welling hivernal dans la zone de peche, devant Noumea. En effet, les remontees d'eaux profondes plus froides perturbent la stratification normale des Nautiles et permet des captures aléatoires le long du talus. Quoiqu'il en soit, la croissance mensuelle moyenne estimee, au cours de la 1ere annee d'existence se situerait aux alentours de 5 m/m, donc tous les 2 mois les animaux changeraient de "classe de taille" (Martin et all 1978, WARD et all 1981), il devient donc difficile, avec les lacunes que nous avons dans nos prelevements de pouvoir preciser de manière absolue l'évolution de la répartition bathymétrique annuelle.

REFERENCES

ANDERSON M.A. 1940, The Pearly Nautilus : a living fossil. The Australian Mus. March : 112 - 115

BANDEL K et BOLETZKY S.V 1979, A Comparative Study of the structure, development and morphological relationships of chambered Cephalopod Shells. The Veliger. 21 : 3 313 - 354

BOLETZKY S.V 1975, The reproductive cycle of Sepiodidae (Mollusca, Cephalopoda) Pubbl. Staz. Napoli 39, Suppl. 84 - 95

BOLETZKY S.V 1981, Réflexions sur les stratégies de reproduction chez les Céphalopodes. Bull. Soc. Zool. France, 106,3 : 293 - 303.

HAMADA T. et MIKAMI S. 1977, A Fondamental assumption on the habitat condition of Nautilus and its applications to the rearing of N. macromphalus Sci. Papers Univ. Tokyo 27 : 31 - 39

HAMADA T. et KAWAMOTO N. 1980, Results of long term rearing experiments with Nautilus macromphalus in Tokyo : implication and further assumptions on their ecology (Jecoln Contribution n 39) Proc. Intern. Symp. Mar. Biogeography and Evolution in the Hemisphere Auckland 1978 : 575 - 582.

MARTIN A.W., CAIALA - STUCKI I. et WARD P.D. 1978, The growth rate and reproductive behavior of Nautilus macromphalus,N.JB. Geol.Palaont. Abh 156 2 : 207 - 225

SAUNDERS WB et SPINOSA C. 1978, Sexual dimorphism in Nautilus from Palau Paleobiology 4,3 : 349 - 358

SAUNDERS WB et SPINOSA C. 1979, Nautilus movement and distribution in Palau, Western Caroline Islands. Science 204 : 1199 - 1201

SAUNDERS WB 1981, A New species of Nautilus from Palau. The Veliger 24. 1 : 1 - 7

SAUNDERS W.B 1983, Natural rates of growth and longevity of Nautilus belauensis Paleonbiology 9.3.280.288

WARD P., STONE R, WESTERMAN G et A. MARTIN : 1977, Notes on animal weight, Cameral fluids, swimming speed and color polymorphism of the Cephalopod Nautilus pompilius in the Fiji Islands. Paleobiology. 3 : 377 388.

WARD P.D. & MARTIN A.W. 1980. Depth distribution of Nautilus pompilius in Fidji and Nautilus macromphalus in New Caledonia. The Veliger 22.3 : 259 - 264

WARD, P.W, L. GREENWARD et Y. MAGNIER 1981: The Chamber formation cycle in Nautilus macromphalus Nature. 304 : 57.59

WILLEY A. 1895 : In the home of the Nautilus, Naturel Science (London) VI 40 : 405.414

WILLEY A. 1902, Zoological results Part. VI : 691 - 830 Cambridge Univ. Press. London

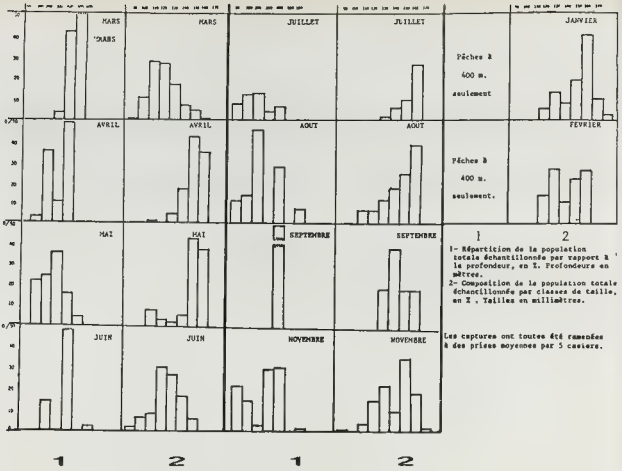


FIGURE 1

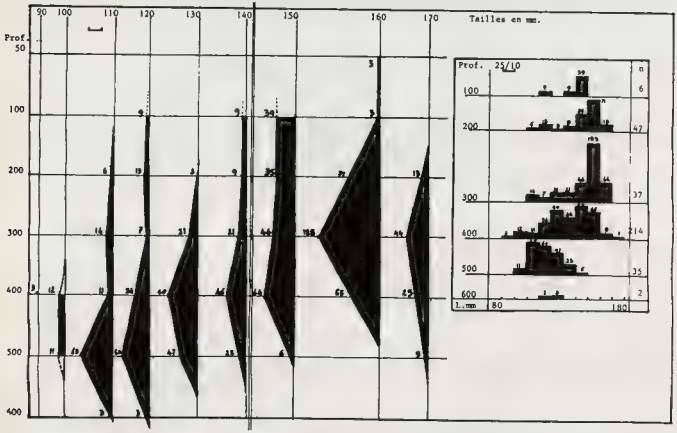
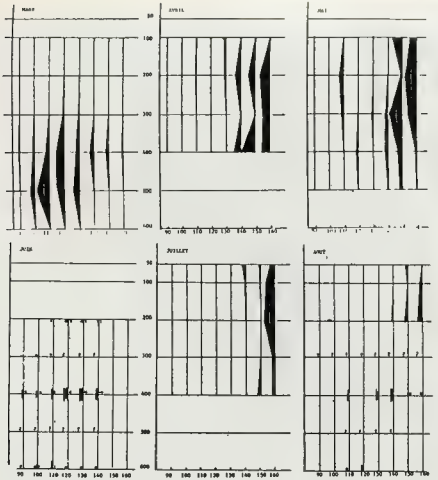
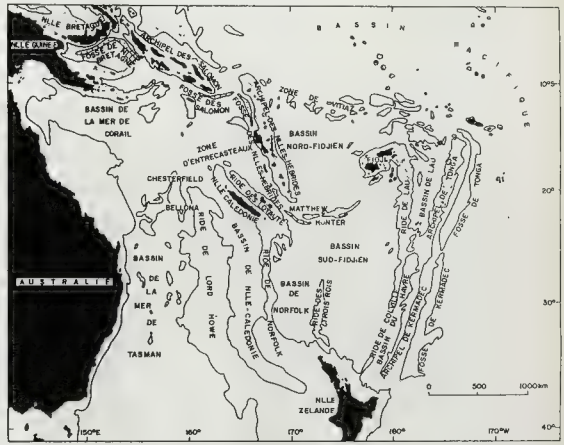


FIGURE 2 : Répartition bathymétrique des différentes classes de N.macromphalus en % de la population echantillonnée (n = 341 de Janvier à Juin 1971 devant Nouméa)

FIGURE 3 : Composition des classes de taille de N. macrophalus en fonction de la profondeur. Echantillonnage ramené à la moyenne de pêches par 5 casiers.





Carte bathymétrique du Sud-Ouest Pacifique

TABLEAU 1

Profondeur / Classes	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	TOTAL	nombre de pêches
100	0	0	0	0 33	0	0,33	1 33	0	0	0	1 99	3
200	0	0	0,22	0 44	0 11	0,33	1 22	2,44	0 66	0	5 42	9
300	0	0	0,5	0,25	0 75	0,75	1,50	4,25	1,50	0	9,5	4
400	0,09	0,42	0,38	1,19	2 04	1,57	2,19	1,90	0,33	0,04	10,15	21
500	0	0,4	3,2	2	1,6	0,8	0,2	0	0	0	7,2	5
600	0	0	0,11	0,11	0	0	0	0	0	0	0 22	9
	0,09	0,82	2,96	4,32	4,50	3,78	6,44	8,59	2,49	0 04	34 48	51

Fréquences par unité d'effort de pêche.

TABLEAU 2

Profondeur / Classes	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	TOTAL
100	-	-	-	0,09	-	0,09	0,38	-	-	-	0,57
200	-	-	0,06	0,13	0,03	0,09	0,35	0,71	0,19	-	1,56
300	-	-	0,14	0,07	0,21	0,21	0,44	1,25	0,44	-	2,76
400	0 03	0,12	0,11	0,34	0,60	0,46	0,64	0,55	0,09	0,01	2,95
500	-	0,11	0,63	0,60	0,47	0,23	0,06	-	-	-	2,12
600	-	-	0,03	0,03	-	-	-	-	-	-	0,06
	0,03	0 23	0,99	1,26	1,31	1,08	1,88	2 51	0,72	0,01	10,02

Fréquences pour 100 des classes en fonction de la profondeur, d'après la moyenne des captures par unité d'effort de pêche. n = 341.

Ecologie de Pinna nobilis (L.) mollusque bivalve sur les côtes de Corse. Essais de transplantation et expériences en milieu contrôlé.

par

Béatrice DE GAULEJAC et Nardo VICENTE
Centre d'Etude des Ressources Animales Marines
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme
13397 MARSEILLE Cédex 13

ABSTRACT :

An ecological study of Pinna nobilis was conducted in the lagoon of Diana on the eastern coast of Corsica and in Calvi Bay close to the STARESCO Oceanographical Station. The existence of a colony of Pinna in the coastal lagoon of Diana allowed reimplantation experiments to be carried out in Calvi Bay. The introduction of P. nobilis specimens of less than 20 cm shell height to the Posidonia meadows, in areas where the species disappeared recently, should allow a new colonization by the species.

KEY WORDS : Bivalve Molluscs, Pinna nobilis, Ecology, Transplantation.

RESUME :

Une étude écologique de Pinna nobilis est réalisée à l'étang de Diana sur la côte orientale de la Corse et en baie de Calvi au voisinage de la station de recherches sous-marines et océanographiques de STARESO.
La découverte d'une population extrêmement dense de Pinna dans l'étang de Diana a permis de mener à bien des expériences de transplantation dans la baie de Calvi. Dans les zones où P. nobilis a disparu, l'introduction de spécimens de hauteur de coquille inférieure à 20 cm, couchés dans l'herbier de Posidonies, pourrait permettre une recolonisation de ces milieux par l'espèce.

MOTS CLEFS : Mollusque Bivalve, Pinna nobilis, Ecologie, Transplantation.

INTRODUCTION :

Pinna nobilis est fortement menacée sur le littoral méditerranéen par les prélèvements abusifs et par les aménagements inconsidérés qui détruisent son biotope de prédilection : la prairie de Posidonia oceanica. Elle trouve des conditions de vie encore favorables autour des Iles (Archipel des Iles d'Hyères, Archipel des Embiez, Iles de Lérins, Corse, Sardaigne).

Les lieux de recrutement des juvéniles sont peu nombreux, et la vie planctonique courte (5 à 10 jours) limite ses possibilités de dispersion. Aussi un milieu favorable au développement de Pinna, mais dépourvu d'individus adultes, ne pourra plus être recolonisé par l'espèce, ou très difficilement. On conçoit dès lors l'intérêt des expériences de transplantation pour relancer des sites où Pinna nobilis a disparu.

La découverte d'une importante population de Pinna à l'étang de Diana sur la côte orientale corse a permis de tester, en baie de Calvi, divers modes de réimplantation (De Gaulejac 1989).

Matériel et méthodes :

1. Présentation du site de prélèvement :

L'étang de Diana se situe sur la côte Est de la Corse (figure 1). Troisième par sa superficie (570 hectares), c'est le plus profond (11 mètres) des étangs corses. Le grau est régulièrement entretenu et ouvert toute l'année.
La salinité descend rarement en-dessous de 30°/₀₀ mais atteint parfois 39°/₀₀ en été. La température de l'eau oscille entre 9 et 10°C l'hiver et 27 à 29°C l'été avec, en moyenne, deux mois de températures inférieures à 10°C, sept à huit mois de températures supérieures à 15°C et trois mois de températures supérieures à 25°C.

La rive aquatique est surtout remarquable par la ceinture d'herbiers à Cymodocea nodosa qui s'étend jusqu'à 3-4 mètres de profondeur (Cuenca, Gauthier 1987). On observe un dégagement d'oxygène très important de la part des algues bleues épiphytes des Cymodocées, pouvant conduire à une sursaturation du milieu en oxygène.

Au sein de cet herbier la population de P. nobilis est extrêmement importante. La densité peut atteindre 6 individus/m^2, plus particulièrement à une très faible profondeur (0,5 - 1 m).
Entre 1 et 4 m de fond, la densité des Pinna dans l'herbier est en moyenne de 2 individus. Une telle densité n'a jamais été observée sur la côte provençale.

2. Prélèvement et transport :

2.1 Prélèvement.

58 P. nobilis ont été récoltées au sein de l'herbier à Cymodocées, à 1 m de profondeur. Initialement les individus ont été prélevés au hasard dans toutes les classes de tailles rencontrées. Face à un relatif sous-échantillonnage des Pinna dont la hauteur totale est inférieure à 10 cm, et de celles supérieures à 40 cm, une recherche de ces individus a été réalisée, en vain.

Toutes les P. nobilis prélevées ont une hauteur totale comprise entre 10 et 40,5 cm.

Les jeunes individus sont dégagés du substrat en creusant autour et le byssus est gardé intact. Certains sont prélevés avec une motte de sédiment.

2.2 Transport.

Il peut être réalisé soit dans un bac ouvert dont l'eau est oxygénée, soit en glacière, dans ce cas on note une augmentation de la température de l'eau de 4°C durant le transport.

3. Les mesures en aquarium :

Les Pinna prélevées sont placées en aquarium durant quelques heures afin de relever leurs mensurations et de leur attribuer un numéro d'identification. Les mesures de Ht, Lc, L sont directes(*). La limite d'enfoncement dans le sédiment est souvent repérable par un changement de couleur des valves ; Hs et lc sont alors mesurés (figure 2).

4. La réimplantation :

Les P. nobilis sont réimplantées rapidement en milieu ouvert dans le Golfe de Calvi près de STARESO afin de leur éviter le stress d'un séjour trop long en aquarium.

Différents sites, méthodes et profondeurs de réimplantation sont testés pour chaque classe de taille de Pinna afin de connaître leurs meilleures conditions de survie.

Chaque individu peut être planté dans le substrat ou couché à sa surface ou replanté avec sa motte.

(*) Ht : hauteur totale mesurée à l'aide d'un mètre à ruban.
Lc : plus grande largeur mesurée au compas et au mètre à ruban ;
L : distance entre le bord supérieur de la charnière et le niveau horizontal de plus grande largeur ;
Hs : hauteur au sédiment ;
lc : largeur au sédiment mesurée au compas.

Les substrats testés sont du sable ou du gravier ou de l'herbier qui sont trois types de substrats d'élection pour Pinna nobilis.

Afin d'observer d'éventuelles modifications de vitesse de croissance, des individus de même taille sont :

- plantés avec des orientations différentes à proximité l'un de l'autre dans l'herbier,
- disposés l'un planté, l'autre couché au sein d'un même environnement.

Résultats :

1. Estimation de Ht (hauteur totale) :

Cinq paramètres sont mesurés sur 58 P. nobilis de l'étang de Diana (tableau I).
L'établissement d'une équation donnant Ht en fonction des paramètres mesurables au-dessus du sédiment permet de suivre la croissance des individus in situ. L'application de la formule de Moreteau et Vicente (1982) surestime Ht, celle de Combelles (1984) sous-estime cette hauteur.

La corrélation entre différents paramètres de Pinna de Diana est recherchée (figure 3). Les coefficients de corrélation obtenus sont maximum entre Ht et Lc, ainsi qu'entre Ht et L.

On obtient :

(1) Ht = 2,186 Lc + 1,6508 R = 0,98
(2) Ht = 2,577 L - 3,4143 R = 0,98

La formule (1) est utilisée préférentiellement car la mesure de la plus grande largeur (Lc) de P. nobilis est facilement réalisable ; la mesure de L, distance entre le coin supérieur de la charnière, utilisée chez les juvéniles, et le niveau de la plus grande largeur, paraît aléatoire, la largeur de la Pinna étant parfois maximum sur 1 cm de hauteur.

Pour connaître la répartition de la population de l'étang de Diana entre les différentes classes de tailles, 40 individus non prélevés sont mesurés in situ lors d'un dernier prélèvement. La hauteur totale est calculée à partir de Lc (tableau II).

Nous obtenons ainsi la hauteur totale de 98 P. nobilis.

2. La population de P. nobilis de l'étant de Diana :

La population de P. nobilis de l'étang de Diana est constituée essentiellement de juvéniles (individus de petite taille). Aucun individu dont la hauteur totale est supérieure à 40,5 cm n'a été trouvé.

3. Suivi des individus réimplantés en baie de Calvi :

53 individus dont la hauteur totale est comprise entre 10 et 40 cm ont été réimplantés en baie de Calvi. Le suivi des

individus disposés plantés ou couchés à diverses profondeurs est réalisé : le nombre de P. nobilis réimplantées dans les différents milieux varie en fonction des possibilités offertes aux environs de STARESO.

3.1 Mortalité.

	Nombre d'individus	Mortalité par prédation
Plantés dans le sable	15	9
Couchés sur le sable	7	3
Plantés dans l'herbier	17	6
Couchés dans l'herbier	11	3
Plantés dans du gravier	3	2
	--	--
	53	23

Mortalité constatée dans diverses conditions.

Sur 53 individus réimplantés, 2 n'ayant pas supporté le transfert sont trouvés morts le lendemain, les valves baillantes.

Près de la moitié des P. nobilis réimplantées en baie de Calvi sont victimes de prédateurs : toutes les valves sont brisées et retrouvées à l'entrée de gîtes de poulpes (Octopus vulgaris).

Toutes les classes de tailles sont touchées : la hauteur totale des individus morts varie de 10 à 28,5 cm. la prédation a lieu d'un jour à un mois après la réimplantation.

L'incidence de la prédation est maximum lorsque les individus sont plantés dans du sable et des graviers. Elle décroît au sein de l'herbier, plus particulièrement lorsque les individus sont couchés.

3.2 Implantation de P. nobilis.

Les individus plantés lors de leur introduction en baie de Calvi sont disposés enfoncés dans le substrat jusqu'à l'extrémité proximale du byssus. La hauteur de coquille dépassant du sédiment est notée ; les variations de la hauteur du substrat sont au maximum de 1 cm pour les Pinna présentes à l'état naturel. Les individus introduits sont donc considérés comme étant implantés lorsque la hauteur au sédiment (Hs) diminue de 2 cm, ce qui démontre une action du byssus.

Les individus couchés sur le sédiment sont considérés implantés lorsque l'animal est observé "sur la tranche", étape intermédiaire avant un redressement total.

18 individus sont plantés dans le substrat (tableau III), deux s'implantent réellement ; aucune variation de l'enfoncement n'est observable pour les 16 autres.

4 P. nobilis sont disposées couchées sur le sable ; 2 demeurent couchées, leur taille est supérieure à 20 cm. Les 2 autres individus dont la hauteur totale est inférieure à 20 cm s'implantent en 10 jours.

Nos observations sont identiques dans l'herbier : les 2 Pinna dont la hauteur est supérieure à 20 cm restent couchées. Un individu de petite taille (13 cm) ne peut s'implanter car il est disposé sur un épais tapis de feuilles de Posidonies dans lequel le byssus n'arrive pas à se fixer ; les 5 autres Pinna d'une taille inférieure à 20 cm s'implantent en 10 jours dans l'herbier.

Les P. nobilis plantées dans le sédiment n'ont pas modifié l'orientation arbitraire de leur réimplantation. Aucune orientation préférentielle n'a pu être observée sur les individus disposés couchés qui se sont replantés.

3.3 Croissance.

La mesure de la hauteur totale des P. nobilis implantées en baie de Calvi depuis un, deux ou trois mois n'indique aucune croissance. Mais l'étude au niveau microscopique montre un épaississement de la strate prismatique : de nombreuses strates sont déposées dans la partie proximale du prisme.

Expériences en milieu contrôlé :

Trois P. nobilis prélevées à Diana sont disposées dans un aquarium et observées durant 2 mois ; une couchée sur un bac de sable, deux replantées avec leur motte.

Le redressement, l'orientation et la croissance des Pinna sont observés.

1.Redressement de P nobilis :

Une Pinna de hauteur totale (Ht) égale à 14 cm est couchée sur la surface d'un bac contenant une couche de sable de 10 cm d'épaisseur. Dès le premier jour le byssus pénètre dans le sédiment ; progressivement, le bord opposé à la charnière s'enfonce dans le sable jusqu'au dixième jour, où la Pinna est "sur la tranche", la charnière vers le haut. Durant ces 9 jours, l'animal reste fermé et ne peut donc pas s'alimenter. A partir du dixième jour, la Pinna se redresse, la charnière se met verticale tandis que la pointe effilée s'enfonce dans le sédiment ; 10 autres jours sont nécessaires à un complet redressement. La Pinna est verticale, la moitié de la hauteur totale se trouve alors dans le substrat (figure 5).

2. Orientation de P. nobilis :

Deux Pinna de tailles proches (Ht = 15 et 16 cm) sont disposées avec leur motte de sédiment dans un aquarium où il existe un courant d'eau turbulent ; les coquilles des deux individus sont disposées perpendiculairement l'une à l'autre. Les valves sont entrebaillées pendant la durée de l'expérience.

Après deux mois d'observation aucun changement d'orientation des valves n'est perceptible.

3. Croissance :

La croissance des individus mesurés durant 2 mois en aquarium est nulle.

4. Régénération de la coquille :

Une P. nobilis présente à l'état naturel en baie de Calvi est trouvée vivante, les valves cassées au niveau du substrat. Elle est prélevée et installée en aquarium expérimental. La régénération des valves est mesurée (figure 6). Les observations suivantes sont réalisées :

- jour 2 : 1 cm de périostracum est reconstitué, transparent et dentelé, de très fine épaisseur non rigide.
- jour 4 : une première rangée d'épines est observable ; 1,5 cm de coquille est reconstitué.
- jour 5 : la longueur des épines est de 0,5 cm.
- jour 8 : les valves reconstituées sont mobiles.
- jour 10 : les épines mesurent 1,5 cm.
- jour 11 : la reconstitution est de 2,5 cm.
- jour 15 : une deuxième rangée d'épines est apparue ; les valves se referment hermétiquement.
- jour 17 : 3 cm de valves sont reconstitués.
- jour 28 : les valves se ferment très hermétiquement ; une troisième rangée d'épines est observable.
- jour 36 : la reconstitution des valves est de 4 cm.
- jour 42 : une quatrième rangée d'épines est apparue.

Discussion :

Le grand bivalve de Méditerranée Pinna nobilis est une espèce résistante qui supporte très bien prélèvement, transport et réimplantation.

Dans le site étudié la prédation est importante, en particulier pour des individus transplantés dans du sable et des graviers.

Toute Pinna dont la hauteur totale est inférieure à 20 cm, couchée sur le sédiment, est susceptible de s'implanter rapidement, quelle que soit la nature du substrat. A l'inverse, aucun redressement n'a été observé en baie de Calvi lorsque cette taille est supérieure à 20 cm.

Des observations au Parc national de Port-Cros (Var - France) montrent que des individus de hauteur supérieure à 60 cm peuvent se replanter (Vicente et al., 1980). Ce phénomène a été observé à diverses reprises dans un champ de Pinna vieillissantes du Parc national, mais de façon épisodique et sans véritable suivi. Une expérimentation in situ est nécessaire pour vérifier ces observations sur une période prolongée. C'est ainsi que la réimplantation observée épisodiquement au Parc national de Port-Cros a pu être confirmée sur une période de 15 ans.

De nombreuses questions se posent. les individus de grande taille prélevés à Diana ont-ils la possibilité :

- de remanier leur byssus ?
- de disposer le byssus au niveau du sédiment ?
- de se redresser ?

Aucune orientation préférentielle n'a été observée sur les Pinna réimplantées. 20 jours sont nécessaires à un complet redressement de P. nobilis (Ht = 14 cm) disposée couchée sur un bac de sable.

La survie des individus introduits est meilleure dans l'herbier, notamment lorsque les Pinna sont disposées couchées : l'herbier semble constituer une protection efficace face à l'importante prédation par les poulpes.

La croissance des Pinna réimplantées depuis 3 mois n'est décelable qu'au niveau du microscope.

A partir de la table de vie élaborée par Moreteau et Vicente (1982), nous pouvons penser que le recrutement dans l'étang de Diana ne se fait que depuis quatre ans.

Une hypothèse peut être formulée : le recrutement avait lieu antérieurement mais les conditions de milieu s'avèrent défavorables à la survie de l'animal au-delà de 4 ans ; toutefois aucune valve morte de grande taille n'a été trouvée.

Le recrutement semble donc très important depuis ces trois dernières années et plus particulièrement depuis 1988.

En supposant que la taille de fixation des Pinna est proche de 2 cm (Combelles 1984, Combelles et al. 1986) la grande diversité des hauteurs totales mesurées, regroupées par catégories de 2 en 2 cm permet de supposer que les périodes de ponte sont nombreuses et successives (figure 4) ; treize séries de mesures comprises entre 10 et 36 cm correspondent, à partir de la table de vie, à 13 périodes de ponte durant 2 ans de 1986 à 1988.

Pour les individus réimplantés, aucune modification de l'orientation arbitraire des valves n'est observée durant deux mois d'expérience, et la croissance des individus est nulle.

Par contre en cas de cassure de la coquille, il se produit une reconstitution très rapide de celle-ci.

Et lorsque l'animal peut refermer hermétiquement ses deux valves, la croissance en hauteur se ralentit et la coquille se solidifie par épaississement de la couche prismatique. L'épaisseur est maximale en zone où l'hydrodynamisme est important, la coquille devient massive et les animaux s'enfoncent beaucoup plus dans le sédiment, en dirigeant l'ouverture vers le courant pour capter les particules nutritives.

A ce propos, l'étude des courants au niveau du fond est intéressante à conduire pour appréhender la source d'alimentation particulaire qui conditionne le plus souvent l'orientation de la coquille comme cela est observé à Port-Cros ou à la réserve de Scandola en Corse.

Pour conforter les populations qui sont souvent en voie de régression sur le littoral français et dans les zones où P. nobilis a disparu, l'introduction de spécimens de petite taille comme ceux que l'on rencontre à l'étang de Diana (Hc $\leqslant$ 20 cm), placés à plat dans l'herbier de Posidonia oceanica, pourrait permettre une recolonisation de ces milieux par l'espèce. Des essais sont actuellement en cours en divers points du littoral provençal et feront l'objet d'un suivi permanent.

REFERENCES

COMBELLES S. 1984. Ecologie et évolution des populations naturelles de Pinna nobilis L. (Mollusque Eulamellibranche). DEA. Université de Nancy I, France, 95 p.

COMBELLES S., MORETEAU J.C. et VICENTE N. 1986. Contribution à la connaissance de l'écologie de Pinna nobilis L. (Mollusque Eulamellibranche). Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros, Fr., 12 : 29-43.

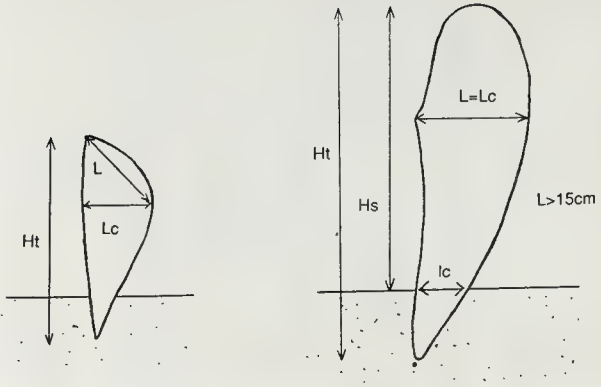
CUENCA J.C. et GAUTHIER A. 1987. I stagni corsi. Des étangs pour Lucullus. C.R.D.P. Corse, 120 p.

DE GAULEJAC B. 1989. Ecologie de Pinna nobilis L. Mollusque Eulamellibranche en baie de Calvi. DEA Environnement marin. Fac. Sci. St-Jérôme Marseille, 37 p.

MORETEAU J.C. et VICENTE B. 1982. Evolution d'une population de Pinna nobilis L. Malacologia, U.K. 22 : 341-345.

VICENTE N., MORETEAU J.C. et ESCOUBET P. 1980. Etude de l'évolution d'une population de Pinna nobilis L. (Mollusque Eulamellibranche) au large de l'anse de la Palud (Parc national sous-marin de Port-Cros, France). Trav. Sci. Parc Nation. Port-Cros, Fr. 6 : 39-67.

Figure 1 : Situation géographique de l'étang de Diana



a - Juvénile

b - Adulte

Figure 2 : Mensurations de *P. nobilis*

Tableau I : *P. nobilis* prélevées à l'étang de Diana
(mesures en cm)

P. nobilis n°	Hauteur totale	Largeur max.	L	Haut sédiment	larg. sédiment
22	10	4.5	5	6	2.6
24	12.5	5	6	9	2
39	12.8	4.8	6.3		
20	13	5	6	7.5	3
21	13	5.5	6.5	7.5	2.5
23	13	5	7	9.5	1.5
43	13	5.2	6.3		
67	13.5	5.8	7	9	4.5
45	13.8	4.5	5.5	9.8	2.5
38	14	5.8	6.6		
41	14	5.5	6.5	9	3
49	14	5	6	9	2.5
66	14	5.8	6.8	8	4
48	14.5	5	7	9.5	3.2
64	14.5	6.5	7.5	6.5	4.5
65	14.5	6.5	7.5	9.5	3
70	15	7	7.5	8	3
35	15.5	6	7.5	6.5	5
36	15.5	6.5	7.5		
51	15.5	6	8	10.3	2.5
37	15.6	6.8	7.8	11	
40	15.8	6.3	7	9	5
50	15.8	6.3	8		
42	16	7	8		
46	16	7	8	10.5	3.8
47	16	6	7.5	9.5	3.3
61	16	6.5	7.5	9	3.5
62	16	6	7.5	9.5	3.2
63	16	7	8	8	4.5
68	16	6.8	7.6	8	3
71	16	7	8		4.3
69	16.5	6.5	7.8	9.5	3
74	16.5	6.8	7.5	7.5	4
73	17	6.8	7.8	10	4
77	17	7.5	8	9.5	4.3
72	17.5	7.2	8	7	2.8
75	18	6.8	8	10	3.5
76	18	7	8.2	10	5
78	18.5	7.8	8.5	10	4
25	21	9	9.5	13	4
27	22	10.5	10.5	14.5	4
29	23	12	12	13.5	5
26	23.5	10	10	14	5
28	24	10.5	10.5	11.5	5.5
44	24	10.5	10.5	16	6
79	26.5	10	10.5	16	5
86	26.5	11.5	11.5	13.5	4.5
32	27	12.5	12.5	21	4
81	28	12.2	12.2	15	6.5
31	28.5	13.5	13.5	14.5	7.5
84	28.5	11.8	11.8	17	6
85	29	11.5	11.5	14	7
33	29.5	13	13	14	8
80	30.5	14	14	18	6.8
34	32	13	13	13.5	9.5
82	34	13	13	18	9.3
83	35	14.5	14.5	21	8
30	40.5	16.5	16.5	22	10

Figure 3 : Corrélations entre les différents paramètres des *P. nobilis* de l'étang de Diana

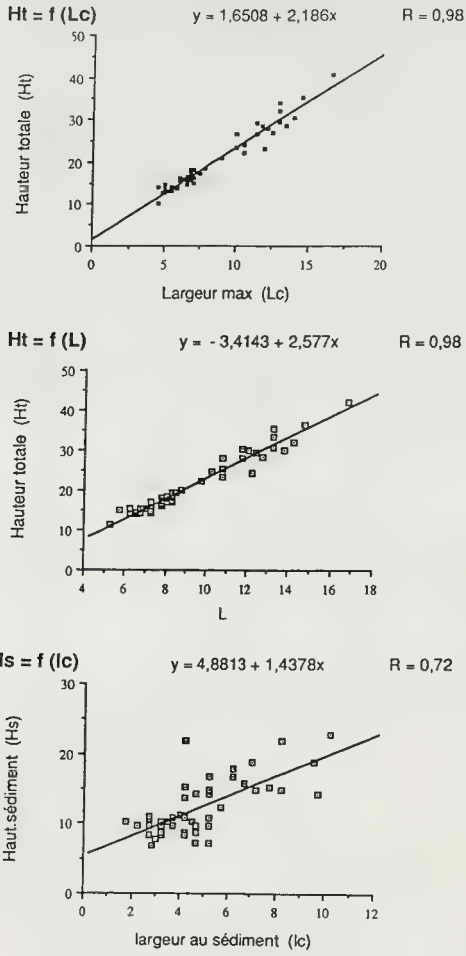


Tableau II : Mesure in situ de P. nobilis à l'étang de Diana

Hs (cm)	lc (cm)	L (cm)	Lc (cm)	Ht calculé
9,5	3,5	7,5	6	14,8
8	5,5	7	6,5	15,9
12	4	8	7	17
7	3,5	8	7	17
12	3	8	7	17
9	5,5	8	7	17
10	6,5	7,5	7	17
9,5	4	7	7	17
10	5,5	8,5	7,5	18,0
11	6,5	8	7,5	18,0
8,5	6,5	8,5	8	19
12	5,5	9	8,5	20,2
11,5	4,5	9	8,5	20,2
11,5	6	9	8,5	20,2
13,5	7	12	11	25,7
17	6	12,5	11	25,7
13	7	12	11	25,7
15,5	6	12,5	11	25,7
13	8	12	11,5	26,8
14,5	8,5	11,5	11,5	26,8
13,5	10	11,5	11,5	26,8
15	9	14	12	27,9
19	8,5	13	12	28
17	10	13	12	28
15	10	12	12	28
19	9	12,5	12	28
18	9,5	12,5	12,5	29
15,5	9	12,5	12,5	29
20	8,5	15	13	30
15	9,5	13	13	30
18,5	9,5	17	13	30
13,5	8,5	13	13	30
17	8,5	13	13	30
19	8	15,5	14	32,3
36	13,5	20	14,5	33,3
19	11,5	15	14,5	33,3
15	11	14,5	14,5	33,3
23	6,5	15	15	34,4
22	13	15	15	34,4

Tableau III : Implantation de P. nobilis en baie de Calvi

	Planté dans le sable	Planté dans l'herbier	Planté dans du gravier	Couché sur le sable	Couché dans l'herbier
Nombre de survivants	6	11	1	4	8
Nombre d'implantés	1	1	0	2	5
Nombre d'inchangés	5	10	1	2	3

Figure 4 : Répartition en classes de taille;
Population de l'étang de Diana

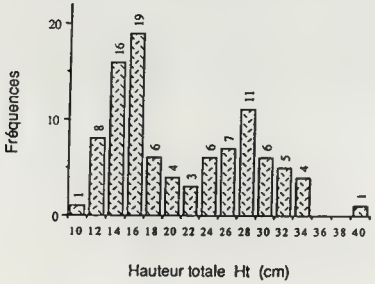
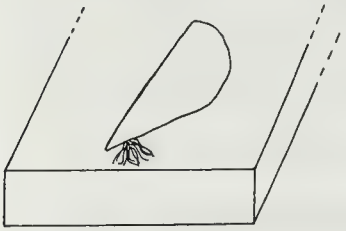
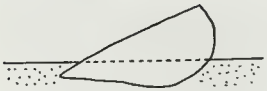


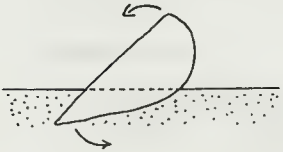
Figure 5 : Redressement de *P. nobilis* en milieu controlé



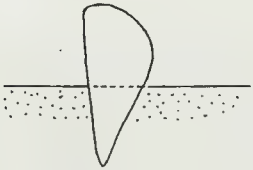
Jour 1 : *P. nobilis* couchée sur la surface d'un bac contenant une couche de sable.



Jour 10 : La *Pinna* est sur la tranche, la charnière vers le haut.

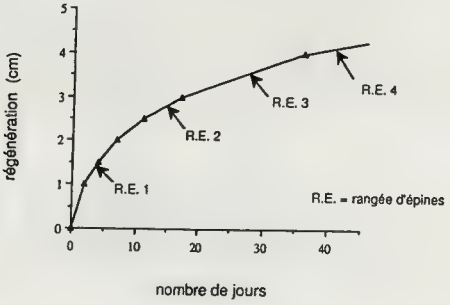


La *Pinna* se redresse : la charnière se met verticale tandis que la pointe effilée s'enfonce dans le sédiment.



Jour 20 : *P. nobilis* est plantée verticale dans le sable.

Figure 6 : Régénération de la coquille de P. nobilis



RELATIONS ENTRE LE CONTENU LIPIDIQUE DES OVOCYTES DE *PECTEN MAXIMUS* (MOLLUSQUE, BIVALVE) ET LES PERFORMANCES DES LARVES EN ELEVAGE.

Marcel Le PENNEC[1], Frédéric GUEGUEN[1], Jean-Claude COCHARD[2], Yves-Marie PAULET[1] et Germaine DORANGE[1]

[1] Laboratoire de Biologie Marine - Université de Bretagne Occidentale - 29287 Brest Cédex
[2] IFREMER, Centre de Brest, B.P. 70, 29280 Plouzané.

ABSTRACT : RELATIONS BETWEEN LIPID CONTENT OF OOCYTES OF *PECTEN MAXIMUS* (MOLLUSC, BIVALVE) AND LARVAL DEVELOPMENT.

The lipid content of spawned oocytes of *Pecten maximus* was studied by image analysis of semi-thin histological sections and a lipid index was defined. The female gametes were obtained by thermic stimulations of mature adults scallops from different populations after out of season conditioning or sampled *in situ* during the spawning season. After fertilization, the larval development was followed. The results reveal a large variability in lipid content of normal oocytes. The lipid content can be regarded as homogeneous inside a spawning but the heterogeneity is greater for wild scallops than for conditioned ones. A strong relationship appears between the lipid index and the hatching success, and the number of abnormal larvae after two days rearing. But no relationship can be established between this index and the survival nor growth of the larvae.

Key-words : Mollusc - Bivalve - *Pecten maximus* - oocytes - lipids - larval development.

RESUME

Une estimation du contenu lipidique des ovocytes émis par *Pecten maximus*, après stimulation thermique, a été réalisée sur coupes semi-fines, ovocyte par ovocyte, à l'analyseur d'images, permettant de définir un indice de lipides moyen. L'étude a été effectuée pour des coquilles St Jacques de différentes origines, conditionnées en écloserie ou prélevées *in situ* pendant la saison de ponte. L'analyse comparée de chaque ponte a montré l'existence de différences dans la teneur en lipides des ovocytes jugés normaux en microscopie photonique. Au sein de chaque ponte, le contenu lipidique s'est généralement révélé homogène, mais les pontes issues de géniteurs ayant maturé *in situ* ont présenté un taux d'hétérogénéité plus fort que celles des géniteurs conditionnés. Des élevages larvaires ont été menés et suivis individuellement pour tenter de corréler l'indice de lipides moyen et les performances des larves en élevage. Les corrélations se sont révélées significatives pour le taux d'éclosion à deux jours et le taux d'anomalies des prodissoconques I. En revanche, aucune corrélation n'a pu être établie entre cet indice et la croissance ou la survie larvaire.

Mots-clés : Mollusque - Bivalve - *Pecten maximus* - ovocytes - lipides - élevages larvaires.

INTRODUCTION

Grâce aux techniques mises au point par Loosanoff et Davis (1963) et ajustées aux exigences de *Pecten maximus* par quelques auteurs dont Gruffydd et Beaumont (1970), Le Pennec (1974), Buestel et al. (1982) les élevages larvaires de cette espèce sont possibles tout au long de l'année. Cependant, les résultats des élevages réalisés en écloserie, à partir de géniteurs matures obtenus par conditionnement ou provenant du milieu naturel, révèlent une forte variabilité dans le pourcentage de larves viables issues des pontes expérimentales (Salaün et al. 1990).

Les recherches récentes entreprises au laboratoire et dans le milieu naturel pour tenter d'expliquer les fortes variabilités interannuelles observées dans le recrutement de cette espèce (Boucher, 1985 ; Lubet et al., 1987 a et b ; Paulet et al., 1986, 1988) mettent en évidence l'importance de la qualité des gamètes sur le développement larvaire et le recrutement (Dorange, 1989 ; Dorange et al., 1989).

Les données obtenues grâce aux expériences *in situ* et en laboratoire révèlent l'existence de profondes lacunes dans nos connaissances sur la physiologie de la reproduction de cette espèce. Pour comprendre ce phénomène il faut connaître et analyser les différents facteurs endogènes et exogènes qui agissent sur le déclenchement du cycle sexuel et son déroulement jusqu'à l'émission des gamètes, ces derniers traduisant *a posteriori* le bon fonctionnement ou le dysfonctionnement du cycle sexuel. C'est pourquoi pour cette étude, nous avons focalisé nos recherches sur les cellules sexuelles matures, ultime étape avant la fécondation et le développement larvaire. Aussi, afin de mieux comprendre ce qui fait la qualité des cellules sexuelles, et notamment des ovocytes, nous avons tenté, d'une part, de définir un indice de qualité par le biais d'une estimation de leur contenu lipidique, d'autre part, de relier cet indice de qualité au développement embryonnaire jusqu'à la formation de la prodissoconque I, à la croissance larvaire jusqu'au 16ème jour d'élevage et à la survie larvaire au 23ème jour qui correspond, approximativement, à la fin de la phase pélagique.

MATERIEL ET METHODES

Reproduction de géniteurs non conditionnés

10 coquilles St Jacques *Pecten maximus*, âgées de 3 ans, ont été prélevées en baie de Saint-Brieuc (Bretagne), une à deux fois par semaine du début du mois de juin à la fin du mois d'août en 1986 et 1987 pendant la période présumée des pontes. Transportés à l'écloserie IFREMER d'Argenton ces géniteurs ont été soumis à des stimulations thermiques dans le but de déclencher l'émission des gamètes, sans qu'aucun conditionnement préalable n'ait été pratiqué.

Conditionnement de reproducteurs

Cinq lots de 25 coquilles St Jacques, âgées de 3 ans, ont été conditionnés. Trois d'entre eux étaient constitués de coquilles indigènes de la baie de Saint-Brieuc (S), de la rade de Brest (B) et de la mer d'Iroise aux abords de l'île d'Ouessant (I). Les deux derniers étaient des animaux originaires des parages de l'île de Scalpay (en Ecosse près de l'île de Skye) ou nés en écloserie de parents venant de la rade de Brest ; ces animaux notés respectivement E et T avaient été transplantés à une

taille moyenne de 20 mm (E) ou de 2 mm (T), élevés en casiers jusqu'à 30 mm de moyenne et semés dans la baie de Saint-Brieuc.

Dès leur arrivée au laboratoire à la fin du mois de novembre 1988, les animaux ont été stimulés par choc thermique (élévation de la température de l'eau de 5 à 7°C au-dessus de la température du milieu naturel à cette époque) dans le but d'obtenir une vidange des gonades. Ils ont été marqués individuellement et répartis dans quatre bacs de conditionnement (15°C, 700 l, fond recouvert de sable grossier) et nourris chaque jour d'un mélange d'algues phytoplanctoniques (*Pavlova lutheri, Isochrysis aff.galbana* T. Iso et *Chaetoceros calcitrans*) à raison de 8.10^9 cellules par animal et par jour. Les résultats relatifs au conditionement proprement dit seront présentés séparément (Cochard et Devauchelle, en préparation). Après 2 mois de conditionnement, les coquilles St Jacques ont été stimulées par choc thermique (élévation de la température de 15°C à 22°C).

La ponte

Les ovocytes de chaque individu sont recueillis dans un bécher complété à 5000 ml par de l'eau de mer filtrée. 3 aliquotes de 100 µl sont alors prélevés pour le dénombrement et l'observation des ovocytes au microscope photonique.

Selon leur apparence les ovocytes sont classés en trois catégories : ovocytes normaux, immatures et atrétiques (Dorange et al., 1989). Dès leur émission un échantillon d'ovocytes est prélevé dans chaque ponte et rapidement fixé, pour éviter l'autofécondation, au glutaraldéhyde à 2,5% en tampon cacodylate en vue de l'estimation de la quantité de lipides sur coupes semi-fines de 1 µm.

Elevage de larves

Après fécondation artificielle, 100 000 oeufs de chaque ponte ont été placés en incubation dans des béchers contenant 2 litres d'eau de mer filtrée à 1µm, à 18°C et stagnante pour les lots issus des coquilles St Jacques conditionnées. Pour les géniteurs non conditionnés, l'incubation a été réalisée en bacs cylindro-coniques de 150 l, à 18°C et sous aération, à des densités identiques d'ovocytes par ml.

Après 48 h les larves ont été recueillies sur un tamis de 20 µm. Le nombre de larves normales et anormales a été évalué sur 3 échantillons. La longueur moyenne des larves D normales a été mesurée sur 30 individus.

Pour chaque ponte 20 000 larves normales ont été élevées en béchers de 2 l dans le cas de coquilles St Jacques conditionnées. Pour les géniteurs non conditonnés, 1 million de larves normales ont été placées dans des bacs de 150 l. Les conditions d'élevage ont été les suivantes : eau filtrée à 1µm, thermostatée à 18°C, avec adjonction de 10 $mg.l^{-1}$ de chloramphénicol ; trois renouvellements d'eau sont effectués chaque semaine. La nourriture (*Pavlova lutheri, Isochrysis* T.Iso et *Chaetoceros calcitrans*) est distribuée à raison de 20 $cellules.\mu l^{-1}$ par espèce algale après chaque changement d'eau. La taille moyenne des larves a été estimée au 16ème jour d'élevage sur 30 individus. La survie a été calculée au 23ème jour.

Détermination de l'indice de lipides

Les coupes semi-fines d'ovocytes sont colorées à 37°C pendant 24 h par un lysochrome, le bleu BZL ou le rouge à l'huile O à saturation dans de l'alcool 60°, pour la mise en évidence des lipides (lipides neutres). La spécificité de la coloration est vérifiée sur des lames témoins, après extraction des lipides pendant 2 h à 60°C par le mélange éthanol-chloroforme (v/v).

Les lames colorées sont placées sur la platine d'un microscope photonique couplé à une caméra vidéo CCD (COHU). L'image de la coupe de chaque ovocyte est numérisée à l'aide d'une analyseur d'images selon une grille carrée de 512 points images de côté. Un seuillage ne retenant que les niveaux de gris les plus forts, qui correspondent aux lipides mis en évidence par le lysochrome, est ensuite pratiqué. Un indice de lipides, qui correspond au rapport de la surface de l'image occupée par les lipides à la surface totale de la coupe, est estimée sur 20 à 40 ovocytes par ponte.

Représentation graphique de résultats

Dans le cas des pontes conditionnées une courbe d'ajustement a été établie selon la méthode de Marquardt (1963). Pour les pontes non conditionnées nous ne proposons pas de modèle mathématique de relations entre les indices mesurés et les caractéristiques de l'élevage en raison de la dispersion des données.

RESULTATS

1) Catégories ovocytaires

Les résultats des dénombrements en microscopie photonique des trois catégories d'ovocytes, normaux, immatures et atrétiques, sont reportés dans le tableau 1.

Les pontes issues de géniteurs non conditionnés présentent un plus fort taux d'ovocytes atrétiques et d'ovocytes immatures que celles provenant de coquilles conditionnées.

2) Indice de lipides moyen de chaque ponte

Qu'il s'agisse d'ovocytes issus de géniteurs conditionnés ou ayant maturé en mer la distribution de l'indice est analogue dans les deux cas (fig.1a, 1b).

L'étalement de ces valeurs est très fort puisqu'il varie dans un rapport de 1 à 25 pour les ovocytes provenant de géniteurs conditionnés et de 1 à 6 pour les autres.

3) Coefficient d'hétérogénéité de chaque ponte

L'étalement des valeurs, au sein d'une même ponte peut être caractérisé par le coefficient d'hétérogénéité (rapport variance/moyenne).

La distribution de ce coefficient d'hétérogénéité montre qu'il existe une forte homogénéité pour 75% des pontes, qu'il s'agisse de géniteurs conditionnés ou non (fig.2a, 2b).

Tableau 1 : Caractéristiques des pontes, du contenu lipidique ovocytaire et des élevages larvaires.

	N°	%N	%A	%I	TX ANO	TE	IL moy	C.Het	%<15	%<20	K 2-16	%LV
PONTES CONDITIONNEES (I,B,E,F et T)	I1	87	10	3	46	61	13.48	2.09	75			
	I2	81	19	0	21	65	14.43	1.61	52		6.74	95
	I3	95	5	0	17	84	31.46	1.62	0		5.35	21
	I4	96	4	0	7	92	36.06	2.12	0		6.39	96
	I5	95	5	0	10	100	46.98	0.63	0		7.31	100
	I6	99	1	0	5	46	9.74	2.82	80		7.07	98
	I7	96	4	0	12	71	9.26	1.32	90		8.92	97
	B1	99	1	0	14	75	31.57	0.7	0		6.78	53
	B2	97	3	0	5	82	23.72	0.82	2		7.19	100
	B3	85	15	0	2	43	5.53	1.28	100		7.83	80
	B4	93	7	0	12	70	14.66	0.92	60		7.02	100
	B5	97	3	0	57	44	9.43	1.59	95		7.24	100
	E1	100	0	0	9	92	26.41	2.23	0		7.25	37
	E2	96	2	2	5	100	28.89	3.68	5			
	E3	100	0	0	11	88	22.85	0.61	5		6.73	24
	E4	100	0	0	18	76	12.32	0.64	85		6.92	11
	E5	86	14	0	100	15	2.46	1.06	100			
	E6	100	0	0	44	80	16.11	1.59	35		6.59	28
	E7	95	1	4	9	69	23.96	0.64	0		6.98	32
	T1	0	0	100	42	21	1.99	0.41	100		8.38	97
	T2	100	0	0	10	100	37.11	2.55	0		7.39	99
	T3	100	0	0	12	64	20.59	0.89	15		6.92	100
	T4	100	0	0	7	78	23.73	0.69	0		7.31	91
	T5	91	6	3	26	62	11.52	1.81	77		6.54	100
PONTES NON CONDITIONNEES (Baie de Saint Brieuc)	1	28	2	69	14	47	23.35	3.14		30		
	2	98	1	1	6	75	35.37	2.12		0		
	3	92	5	3	17	37	35.13	1.59		5		
	4	76	22	2	22	45	18.04	1.14		20		
	5	46	36	18	6	40	33.21	1.22		85		
	6				45	19	28.21	1.01		80		
	7	96	1	3	59	52	29.18	1.80		75		
	8	14	76	10	53	38	25.02	1.84		30		
	9	54	21	25	51	38	22.39	1.41		35		
	10				1	53	32.79	1.64		5		
	11				32	22	26.05	1.93		25		
	12	37	5	58	0	70	36.54	1.67		0		
	13	52	32	16	3	66	40.95	1.98		0		
	14	96	4	0	0	62	30.97	1.33		0		

N° : numéro des pontes : %N, %A, %I : pourcentage d'ovocytes normaux, atrétiques, immatures dans la ponte ; TX ANO :taux d'anomalies larvaires à 2 jours ; TE : taux d'éclosion (larves totales/ovocytes totaux) à 2 jours ; IL moy : indice de lipides moyen par ponte ; C.Het : coefficient d'hétrogénéité par ponte ; % (15, % < 20 : pourcentage d'ovocytes par ponte à l'indice de lipides inférieur à 15, 20 ; K 2-16 : taux de croissance larvaire de 2 à 16 jours (µm/j) ; % LV : pourcentage de larves vivantes à 23 jours.

Tableau 2: Valeurs calculées du coefficient de corrélation (régression linéaire simple) entre le contenu lipidique ovocytaire et les caractéristiques de l'élevage larvaire.

		TE	TX ANO	K 2-16	% LV
IL moy	C	0,850*	-0,733*	-0,406	-0,221
	NC	0,539*	-0,572*		
C.Het	C	0,267	-0,066	-0,186	0,034
	NC	0,270	-0,131		
% < 15	C	-0,805*	0,797*	0,472	0,369
% < 20	NC	-0,572*	0,574*		

C: coquilles conditionnées NC: coquilles non conditionnées

*: Corrélation significative au seuil de 5%.

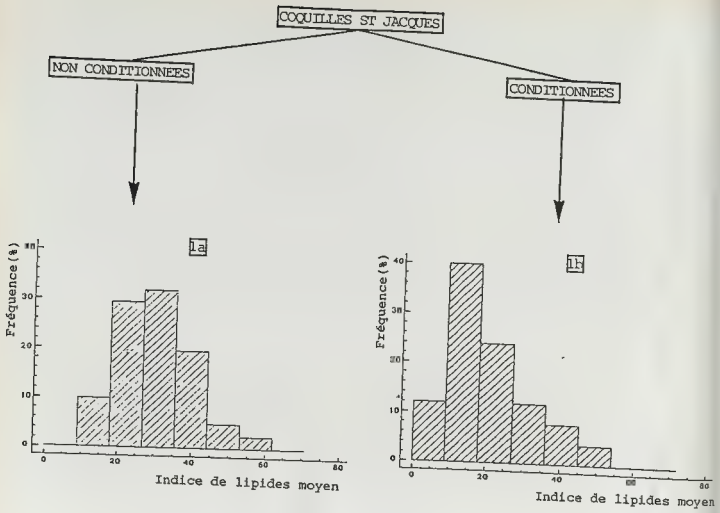


Figure 1: Distribution de l'indice de lipides moyen.

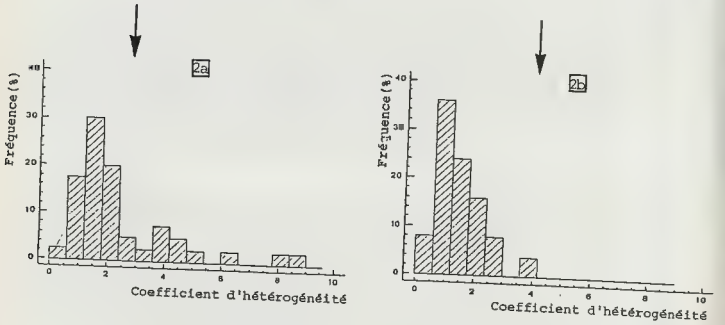


Figure 2: Distribution du coefficient d'hétérogénéité.

Les ovocytes issus de géniteurs ayant acquis leur maturité en mer présentent les plus fortes valeurs d'hétérogénéité (tabl.1).

4) Distribution des indices de lipide de chaque ponte.

En observant la distribution des indices de lipides mesurés au sein de chaque ponte on peut classer les pontes selon trois types :

- distribution unimodale à indice moyen fort (fig.3a).

- distribution unimodale à indice moyen faible (fig.3b).

- distribution plurimodale (fig.3c).

Les distributions unimodales se retrouvent dans 75% des cas.

5) Indice de lipides moyen et taux d'éclosion.

On remarque que le taux d'éclosion des larves à deux jours s'élève quand l'indice de lipides moyen augmente.

Les résultats sont identiques pour les deux catégories de géniteurs et la relation est continue et asymptotique (fig.4a, 4b ; tabl.1 et 2).

6) Indice de lipides moyen et taux d'anomalies larvaires à 2 jours.

Les taux d'anomalies larvaires sont liés à l'indice de lipides moyen. Ceux-ci diminuent rapidement lorsque les valeurs de l'indice augmentent (fig.5a, 5b).

Le niveau d'anomalies minimum est toujours plus fort dans le cas de pontes issues de géniteurs conditionnés que dans le cas des pontes provenant de géniteurs non conditionnés (fig.5a, 5b ; tabl.1 et 2).

7) Quantité d'ovocytes pauvres en lipides et anomalies larvaires à 2 jours.

Quand la quantité d'ovocytes pauvres en lipides (indice < à 15 ou < à 20) augmente, les taux d'anomalies larvaires augmentent également (fig.6a, 6b ; tabl.1).

8) Indice de lipides moyen et taux de croissance larvaire de 2 à 16 jours.

Aucune corrélation n'a pu être établie entre les valeurs de l'indice de lipides moyen, quelque soit le lot ovocytaire, et le taux de croissance des larves du 2ème au 16ème jour d'élevage (tabl.1 et 2).

9) Indice de lipides moyen et survie larvaire à 23 jours.

Quelque soit l'origine des ovocytes il n'y a pas de corrélation entre les valeurs de l'indice de lipides moyen et la survie larvaire à 23 jours (tabl.1 et 2).

10) Indice de lipides moyen et origine des géniteurs

Il n'a pas été noté de relation entre l'origine des géniteurs et l'indice de lipides moyen des ovocytes émis (tabl.1).

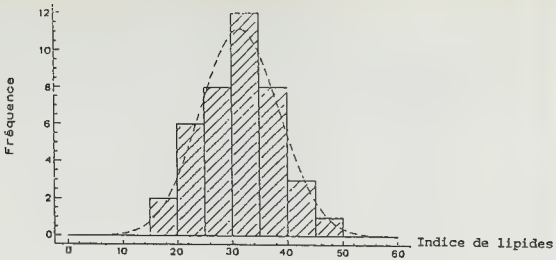


Fig.3a: Cas d'une distribution homogène à indice moyen fort.

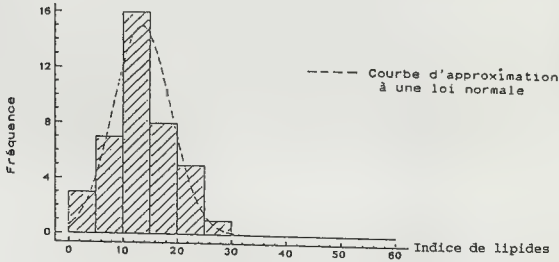


Fig.3b: Cas d'une distribution homogène à indice moyen faible.

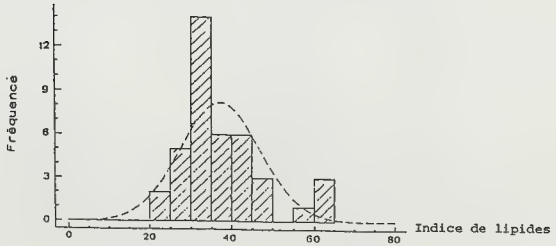


Fig.3c: Cas d'une distribution hétérogène.

Figure 3: Distribution de l'indice de lipides au sein d'une ponte.

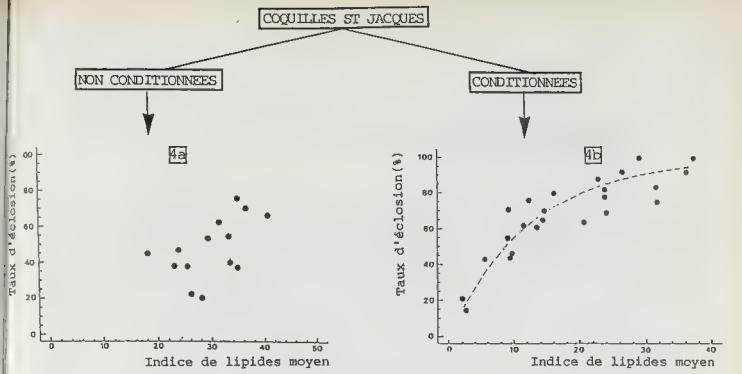


Figure 4: Relation entre l'indice de lipides moyen et le taux d'éclosion.

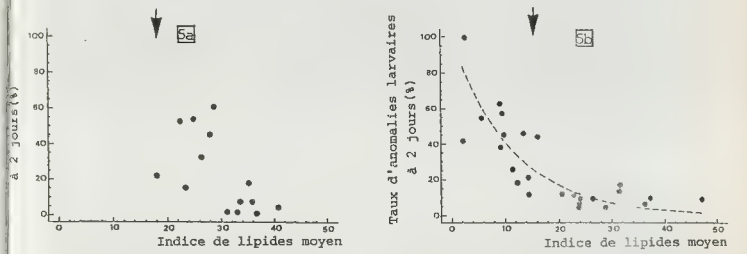


Figure 5: Relation entre l'indice de lipides moyen et le taux d'anomalies larvaires à 2 jours.

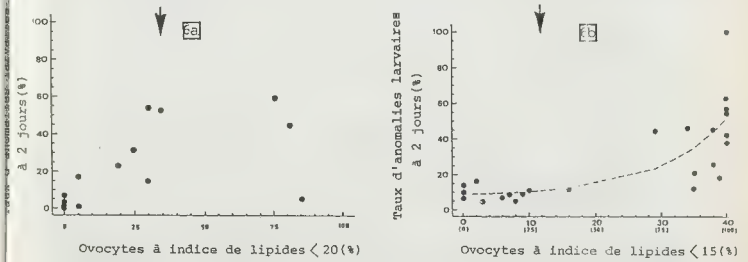


Figure 6: Relation entre le pourcentage d'ovocytes de chaque ponte avec un indice de lipides inférieur à 15 et à 20 et le taux d'anomalies larvaires à 2 jours.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La quantification des lipides par analyse d'image, ovocyte par ovocyte, a l'avantage de fournir plus qu'une simple valeur moyenne masquant le détail de la variabilité du paramètre étudié. Cependant, il faut s'assurer d'un certain nombre de faits déterminants pour la qualité des résultats, et notamment : les indices de lipides fournis représentent un taux d'occupation d'une surface d'image, ce qui implique de contrôler d'une part, la répartition des globules lipidiques au sein de l'ovocyte entier et, d'autre part, les valeurs des diamètres ovocytaires car, comme l'ont souligné Gallager et Mann (1986), chez *Mercenaria mercenaria* et *Crassostrea virginica*, les gros ovocytes peuvent par exemple contenir (en quantité absolue) deux fois plus de lipides qu'un petit ovocyte.

Chez *Pecten maximus*, quelque soient les pontes observées, nous n'avons qu'exceptionnellement rencontré, dans des gamètes dont l'enveloppe vitelline était altérée, une polarisation des lipides. Au cours de nos expériences nous n'avons pas mis en évidence de différences significatives entre les tailles des ovocytes issus des diverses pontes, mais rappelons cependant que celles-ci ont pu être trouvées entre des lots issus des populations indigènes de la baie de St Brieuc et de la rade de Brest (Paulet et al., 1988). Signalons aussi que chez un autre Pectinidae, *Argopecten irradians*, Kraeuter et al. (1982) montrent que les ovocytes émis sont hétérogènes en taille et que les gamètes ayant le plus fort diamètre donnent des larves qui ont une meilleure croissance.

L'étude comparée de chaque ponte a montré l'existence de différences dans la teneur en lipides des ovocytes normaux. Cependant, l'étalement des valeurs de l'indice de lipides moyen est similaire que les ovocytes soient issus de géniteurs conditionnés ou non. Cet étalement des valeurs est fort puisque le contenu moyen d'une ponte varie dans un rapport de 1 à 25 pour les géniteurs conditionnés et de 1 à 6 pour ceux qui proviennent du milieu naturel.

Chez les ovocytes des individus de la baie de St Brieuc l'indice est au minimum de 10% tandis que chez les ovocytes issus de géniteurs conditionnés, l'indice peut être voisin de 0. Il est possible que ces faibles valeurs soient dûes à un problème de méthodologie (seuillage, choix du lysochrome), qui nous empêche, pour le moment, de formuler des hypothèses sur la différence des seuils lipidiques des ovocytes de ces deux groupes.

L'analyse détaillée de chaque ponte, ovocyte par ovocyte, permet de mettre en évidence une forte homogénéité du contenu lipidique au sein de chaque ponte. En effet, 75% des pontes ont un coefficient d'hétérogénéité faible et ont une distribution unimodale. En revanche si les pontes issues de géniteurs conditionnés présentent un faible taux d'hétérogénéité, ce dernier est plus élevé chez les ovocytes issus de géniteurs ayant maturé *in situ*. Pour expliquer cette différence il faut souligner qu'en mer, en baie de St Brieuc par exemple, la durée de la maturation est très longue puisqu'elle débute en hiver et prend fin en juillet et que plusieurs cohortes ovocytaires sont ainsi produites avec de nombreux chevauchements. Les gamètes libérés proviennent ainsi de différentes cohortes ovocytaires.

En écloserie le conditionnement démarre sur des individus à la même étape de leur cycle sexuel (vidange de la gonade) et permet au bout de deux mois d'obtenir des cellules sexuelles matures ayant un contenu lipidique moins variable.

L'indice lipidique des ovocytes est corrélé de façon très significative avec les paramètres de l'élevage larvaire à 2 jours. Ainsi les taux d'éclosion et les taux d'anomalies des prodissoconques I sont très fortement liés à l'indice de lipides moyen : plus les ovocytes sont riches en lipides, plus cette ponte fournira un élevage larvaire de bonne qualité à 2 jours. Des résultats semblables ont déjà été obtenus chez plusieurs espèces dont *Mytilus edulis* (Bayne et al., 1975) et *Mercenaria mercenaria* (Gallager et Mann, 1986).

Les taux d'éclosion des larves D diminuent et inversement les taux d'anomalies de ces élevages augmentent en même temps que le pourcentage des ovocytes de la ponte ayant un indice de lipides faible (< à 20 ou 15 par exemple) augmente. Par ailleurs, une analyse plus détaillée de chaque ponte, qui consistait en un dénombrement des ovocytes et leur regroupement en différentes classes en fonction de leur richesse relative en lipides, soit < à 15%, de 15 à 30%, > 30% et, < 20%, de 20 à 40% et > 40 % a montré des corrélations significatives pour toutes les classes avec les taux d'éclosion et les taux d'anomalies des larves D. Ces résultats laissent penser que dans une ponte donnée ce sont les ovocytes pauvres en lipides, et contenant moins d'une certaine valeur, qui n'écloreront pas à 2 jours ou qui donneront naissance à des larves anormales. Cependant, nos différentes analyses ne nous ont pas permis de mettre en évidence un seuil critique permettant de prévoir le devenir de l'ovocyte (par exemple, si une ponte était représentée par 60% d'ovocytes ayant un indice de lipides supérieur au seuil critique, le taux d'éclosion avoisinerait les 60%).

Dans le cas des pontes dues à des géniteurs conditionnés, lorsque l'indice de lipides moyen est inférieur à 20 il y a une relation directe entre les valeurs de l'indice et le taux d'anomalies. Au-delà de 20 et jusqu'à 50 les résultats obtenus traduisent davantage un effet seuil qu'un continuum : l'indice en lipide ne serait donc plus limitant. Concernant les taux d'anomalies, Gruffydd et Beaumont (1970) ont ainsi montré qu'ils sont liés à la concentration des oeufs pendant l'incubation. Outre l'incidence de l'indice de lipides moyen, la technologie d'élevage intervient donc également dans les valeurs des taux d'anomalies larvaires.

La recherche d'éventuelles corrélations entre l'indice lipidique des ovocytes et les paramètres classiques de l'élevage larvaire entre 2 et 16 jours n'a donné aucun résultat, aussi bien vis à vis du taux de croissance que du taux de survie des larves à la fin de leur phase pélagique, à 23 jours. Il semble donc que chez *Pecten maximus* les lipides contenus initialement dans les ovocytes jouent un rôle uniquement lors du développement précoce.

Plusieurs auteurs, dont Besnard (1988) ont d'ailleurs montré que les lipides, sous forme de triacylglycérols, assurent la couverture énergétique du développement embryonnaire et des premiers stades larvaires.

La croissance des larves de *Pecten maximus* semble donc beaucoup plus dépendante de l'assimilation de nourriture par exotrophie que du contenu initial des oeufs en lipides comme l'ont déjà suggéré Bayne et al. (1979)

pour *Mytilus edulis*, Mann et Gallager (1985) pour *Teredo navalis* et *Bankia gouldi* et Gallager et Mann (1986) pour *Mercenaria mercenaria* et *Crassostrea virginica*. Chez les bivalves les tous premiers stades de développement larvaires, qui représentent une période d'activité morphogénétique intense, sont sous la dépendance énergétique des réserves ovocytaires. Si les lipides jouent alors un rôle majeur il semble cependant que durant le développement larvaire les protéines assurent une activité énergétique plus importante que les lipides (Mann et Gallager, 1985).

Une étude plus approfondie devrait permettre de déterminer le (ou les) facteur (s) prédominant (s) pour l'obtention d'élevages larvaires de bonne qualité, ceci, indépendamment de la variabilité de la qualité des lipides et d'anomalies ultrastructurales décelées en MET chez des ovocytes d'apparence normale (Dorange et al., 1989). Toutes les observations réalisées révèlent que ce sont les ovocytes issus de parents originaires de la baie de St Brieuc qui montrent le plus fort taux d'anomalies ultrastructurales, en relation avec les forts taux d'atrésie relevés dans cette population (Dorange, 1989). Dans les pontes provenant de géniteurs conditionnés à l'écloserie les pourcentages d'ovocytes atrésiés sont toujours inférieurs à ceux du milieu naturel. Enfin il faut prendre en compte d'éventuels facteurs génétiques puisque les expérimentations en écloserie montrent des différences de taille des pédivéligères selon la provenance des populations de *Pecten maximus* et ceci, bien que le conditionnement des géniteurs et les conditions d'élevage larvaire aient été identiques (Cochard et Devauchelle, en préparation). Des différences similaires ont été notées par Paulet et al. (1988) pour des ovocytes provenant de géniteurs non conditionnés.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bayne B.L., Gabott P.A. et Widdows J.W., 1975 - Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55 : 675-689.

Bayne B.L., Holland D.L., Moore M.N., Lowe D.M. et Widdows J.W., 1978 - Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 58 : 825-841.

Besnard J.Y., 1988 - Etude des constituants lipidiques dans la gonade femelle et les larves de *Pecten maximus* L. (Mollusque Lamellibranche). Thèse d'Université, Caen, 154 p.

Boucher J., 1985 - I.C.E.S. C.M. 23/Sess. Q. I.R.E.P. Problem : 10 p.

Buestel D., Cochard J.C., Dao J.C. et Gérard A., 1982 - Production artificielle de naissain de coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) : premiers résultats en rade de Brest. *Vie marine*, 4 : 24-28.

Cochard J.C. et Devauchelle N., 1990- Spawning, fecundity and larval growth in relation to control conditioning in five populations of *Pecten maximus*. Evidence of separate stocks. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, sous-presse.

Dorange G., 1989 - Les gamètes de *Pecten maximus* (Mollusca - bivalvia). Thèse d'Université, Brest, vol.I : texte 158 p., vol.II : illustrations.

Dorange G., Paulet Y.M., Le Pennec M. et Cochard J.C., 1989. - Critères histologiques d'évaluation de la qualité des ovocytes émis par *Pecten maximus* (Mollusque bivalve). *C.R. Acad.Sci.Paris,* 309 (III) : 113-120.

Gallager S.M. et Mann R., 1986 - Growth and survival of larvae of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Crassostrea virginica* (Gmelin) relative to broodstock conditioning and lipid content of eggs. *Aquaculture,* 56 : 105-121.

Gruffydd L.D. et Beaumont A.R., 1970 - Determination of the optimum concentration of eggs and spermatozoa for the production of normal larvae in *Pecten maximus* (Mollusca, Lamellibranchia). *Helgoländer Wiss. Meeresunters,* 20 : 486-497.

Kraeuter J.N., Castagna M. et Van Dessel R., 1982 - Egg size and larval survival of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Argopecten irradians* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 56 : 3-8.

Le Pennec M., 1974 - Morphogenèse de la coquille de *Pecten maximus* (L.) élevé au laboratoire. *Cah. Biol. Mar.,* 15 : 475-482.

Loosanoff V.L. et Davis H.C., 1963 - Rearing of bivalve molluscs. *Adv. Mar. Biol.,* 1 : 1-136.

Lubet P., Besnard J.Y., Faveris R. et Robbins I., 1987a - Physiologie de la reproduction de la coquille St Jacques (*Pecten maximus* L.). *Oceanis,* 13 (3) : 265-290.

Lubet P., Besnard J.Y., Faveris R., 1987b - Compétition énergétique entre tissus musculaire et gonadique chez la coquille St Jacques (*Pecten maximus* L.) (Mollusque bivalve). *Haliotis,* 16 : 173-180.

Mann R. et Gallager S.M., 1985 - Physiological and biochemical energetics of larvae of *Teredo navalis* L. and *Bankia gouldi* (Bartsch) (Bivalvia : Terenidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 85 : 1-18.

Marquardt D.W., 1963 An algorithm for least squares estimation of nonlinear parameters. *Journal of the Society of Industrial and Applied Mathematics,* 2 : 431-441.

Paulet Y.M., Gérard A. et Lucas A., 1986 - Reproduction strategy of two populations of *Pecten maximus*. *In* : Advances in Invertebrate reproduction, Elsevier Sc. Publ. : 535.

Paulet Y.M., Lucas A. et Gérard A., 1988 - Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 119 : 145-156.

Salaün M., Boucher J. et Le Pennec M., 1990 - Prodissoconch as an indication of larval growth and viability in *Pecten maximus* (Mollusca : Bivalvia). *Journal of Shellfish Research* (sous presse).

Haliotis - vol. 10, 115-127, 1990

Reproduction comparée de *Perna perna* (L) et de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) sur la côte algéroise

C. DJEDIAT et F. BOUKROUFA
Institut des Sciences de la Nature
Laboratoire de Biologie Marine
USTHB BP 32 El Alia Alger ALGÉRIE

RÉSUMÉ

Mytilus galloprovincialis et *Perna perna*, sont deux espèces de moules qui vivent étroitement associées sur un même substrat. *Mytilus galloprovincialis* se trouve à la limite sud de son aire de répartition alors que *Perna perna* se trouve à la limite nord de son aire d'extension. Nous avons étudié la reproduction de ces deux espèces par le biais de techniques cytologiques et histologiques.
La caractérisation des stades cellulaires de l'ovogénèse nous a permis de définir les stades de maturité selon Lubet (1959). Ces deux espèces pondent toute l'année avec des périodes de pontes partielles. Alors que *Perna perna* présente deux périodes de pontes importantes en Avril et en Août, *Mytilus galloprovincialis* présente une période de ponte importante en Février, Mars et Avril.

ABSTRACT

By the way of histological and cytological techniques we found that *Mytilus galloprovincialis* and *Perna perna* spawn all the year. *Perna perna* presents two importants spawning périods in April and in August. *Mytilus galloprovincialis* has an important spawning period for February to April.
The big spawning periods of these species are alterned by partial spawning periods

INTRODUCTION

L'ovogenèse chez *Perna perna* et *Mytilus galloprovincialis* se déroule à l'intérieur d'acini ou de tubules. Elle est caractérisée par 7 types de cellules germinales (planche 1) regroupées en trois phases: les ovocytes préméïotiques, les ovocytes méiotiques prévitellogéniques et les ovocytes méiotiques vitellogéniques. La caractérisation des stades cellulaires de l'ovogenèse a permis de définir les stades de maturité selon la classification établie par CHIPPERFIELD (1953) et reprise par LUBET (1959).

Chaque stade a été caractérisé par le nombre d'ovocytes présents dans les acini, l'existence d'ovocytes mûrs engagés dans les canaux ciliés, la disposition et l'importance des acini et, enfin, l'extension.
L'ensemble des observations a été codifié et résumé dans les tableaux I et II pour permettre une comparaison précise.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des prélèvements ont été effectués tous les 15 jours au port d'Alger pour *Mytilus galloprovincialis* et à Boudouaou El Bahri, plage rocheuse située à 40 km à l'est d'Alger, pour *Perna perna*.
Les pièces ont été fixées aux liquides de Bouin, de Regaud et de Ciaccio puis coupées à 6•m d'épaisseur. Elles ont ensuite été colorées au Mann-dominici, au Van-Gieson, au vert de méthyl-pyronine, au bleu alcyan, au noir Soudan B et au PAS (Mac Manus).

RÉSULTATS

Mytilus galloprovincialis (P1)

L'étude histologique de la gonade femelle, menée sur une période allant de janvier 1982 à janvier 1983, nous a permis d'observer tous les stades de maturité sexuelle hormis les stades 0 de repos sexuel et 1 de reprise de l'activité sexuelle.

Stade II:
La gonade est gonflée et commence à prendre la couleur rose caractéristique des femelles. La gamétogenèse est avancée mais les animaux ne sont pas susceptibles d'émettre leurs produits sexuels. Les acini sont peu nombreux et espacés, on distingue de nombreux ovocytes méiotiques vitellogéniques, mais ce stade est caractérisé par un nombre plus important d'ovocytes méiotiques prévitellogéniques.
Les ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés ont un contour polygonal, car ils sont fortement tassés les uns contre les autres.
Il arrive fréquemment que l'on rencontre dans les acini de la glande de polychinelle des ovocytes lysés.
On observe un développement important du tissu de réserve inter-acineux.
Les cellules adipo-granuleuses sont chargées de réserves lipidiques, protéiques et polysaccharidiques. Alors que les cellules vésiculeuses sont surtout riches en glycogène. On trouve quelques hémocytes épars.

Stade III_{A1}
La gonade est épaisse et de couleur rose saumon. Les acini ont proliférés, ils sont nombreux et de grande taille, mais le nombre d'ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés est encore insuffisant pour qu'il y ait émission. par contre, le nombre d'ovocytes méiotiques vitellogéniques pédonculés est assez important. Ce stade est caractérisé par une vitellogénèse intense.
Le tissu de réserve est très réduit, les acini ayant envahis la gonade et le manteau.
Les cellules adipo-granuleuses sont rares, les cellules vésiculeuses plus nombreuses semblent vidées du fait de leur aspect tassé. Le nombre d'hémocyte augmente.

Stade III_{A2}
La gonade apparaît épaisse et de couleur rose saumon. Les acini ont atteint leur développement maximum et contiennent une forte proportion d'ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés. Ceux ci apparaissent fortement tassés présentant un contour polygonal.
Le tissu de réserve inter-acineux a complètement disparu, il ne subsiste plus que la trame de collagène formant le tissu de soutien ainsi que les basales acineuses.
Les hémocytes, principalement le type granulocyte fortement soudanophile apparaissent très nombreux surtout dans les zones de lyse de la gonade.

Stade III_B
En fait nous avons observés deux stades distincts:

–Stade III_{B1}
Identique au stade III_{A2}, il s'en distingue par la forme des ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés qui sont ronds et isolés dans la lumière de l'acinus. On les retrouve engagés dans les tubules ciliés en train d'être évacués. C'est le stade de ponte.

–Stade III_{B2}
La ponte a eu lieu. La gonade est aplatie et apparaît boursouflée par endroits (là ou la couleur reste rose), les autres zones sont nettement orangé clair. Les acini paraissent vidées de leur contenu. Rattachés à la basale de l'acinus, on rencontre surtout des ovocytes méiotiques

vitellogéniques pédonculés qui vont finir leur maturation ainsi que des ovocytes méiotiques prévitellogéniques.
Les ovocytes préméiotiques apparaissent en cours de multiplication. Il peut subsister des zones non affectées par l'émission dans les acini desquels se trouvent des ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés non émis. On constate aussi des zones de lyse affectant la gonade et le manteau.
Le tissu de réserve n'a pas évolué, on note surtout l'invasion massive de ce tissu par les hémocytes qui semblent participer activement à sa résorption ainsi qu'à celle des ovocytes méiotiques vitellogéniques détachés non émis, dans la zone de lyse.
Dans certains acini se développe un tissu de type alvéolaire.

Stade III_C

Macroscopiquement ce stade ressemble beaucoup au stade II, mais l'examen microscopique montre qu'à ce stade la gonade et le manteau sont en majorité constitués d'acini. Ceux-ci possèdent un nombre relativement élevé d'ovocytes préméiotiques et d'ovocytes méiotiques prévitellogéniques. On rencontre peu d'ovocytes méiotiques vitellogéniques.
Cependant, les zones de lyse sont nettement plus importantes dans la gonade qu'au niveau du manteau. Cette restauration peut conduire à un nouveau stade de maturité sexuelle (III_{A2}) et à une nouvelle émission (III_B). Un même animal est souvent susceptible de pondre plusieurs fois au cours du même cycle sexuel.
On observe une légère reprise du tissu de réserve caractérisée par la réapparition de quelques cellules vésiculeuses, mais ce tissu reste encore très pauvre.
Les hémocytes sont omniprésents, on trouve toutes les figures de la lignée hémocytaire, surtout au niveau des zones de lyse où ils ont tendance à former des amas.

Stade III_D

Après plusieurs pontes suivies de restauration, la gonade apparaît décolorée aplatie présentant quelques rares boursouflures. Les acini sont complètement vidées, les rares ovocytes méiotiques vitellogéniques subsistant sont phagocytés par des hémocytes . c'est le stade de reconstitution massive du tissu de réserve. Les cellules vésiculeuses et les adipo-granuleuses reprennent de l'importance, réduisant petit à petit le diamètre des acini et des tubules ciliés envahis d'hémocytes. Ces derniers ont aussi envahis complètement le tissu de réserve, il ne fait aucun doute qu'ils soient à l'origine du développement considérable de ce tissu, soit en transférant les métabolites accumulés par phagocytose aux cellules du tissu de réserve, soit en se transformant eux mêmes en cellules fixes de ce tissu.

Cycle sexuel de *Mytilus galloprovincialis*

Les individus qui étaient aux stades II et III_{A1} début Janvier sont aux stades III_{A2}, III_B à mi-Janvier et III_C à fin Février début Mars.

- A la mi-Mars la majorité des individus prélevés sont au stade III_{A2}. A la fin Mas le même schéma se poursuit à l'exception d quelques rares individus au stade III_B.
- Durant tout le mois d'Avril, nous assistons à une nette prédominance du stade III_{A2}.
- Le mois de Mai est caractérisé par l'existence du stade III_B chez tous les individus prélevés.
- Début Juin, le stade III_B coexiste avec le stade III_C. Fin Juin, la majorité des individus prélevés sont au stade III_{A2}.
- De Juillet à Novembre, on assiste à une alternance de stades variant du stade III_{A2} jusqu'au III_C. Quelques rares individus sont au stade III_D. Pendant cette période, l'examen histologique révèle sur un même individu l'existence des différents stades de maturité selon les régions de la gonade et du manteau explorées; avec une prédominance marquée pour un des stades.
- En Décembre, le stade III_D est le plus rencontré.
- En Janvier les individus sont partagés entre le stade II et III_{A1}.

Il apparaît que Mytillus galloprovincialis possède deux périodes de pontes importantes. Une première période s'étalant de mi-Janvier jusqu'à début Mars et une deuxième affectant tout le

mois de Mai et le début de Juin. Le reste de l'année est marquée par des pontes partielles qui aboutissent en décembre aux dernières vidanges et à la reconstitution massive des réserves en vue du démarrage d'un nouveau cycle sexuel. Il n'apparaît pas de période de repos sexuel (stade 0).

Perna perna (P2)

l'étude histologique de la gonade, menée sur une période allant d'Avril 1981 à Avril 1982, ne nous a pas permis d'observer tous les stades décrits par LUBET (1959). Perna perna est une espèce ayant une période de maturité étalée durant toute l'année, et seuls les stades III_{A1}, III_{A2}, III_B, III_D et III_C ont été observés et décrits.

Stade III_{A1}

Ce stade est caractérisé par un nombre important d'ovocytes vitéllogèniques détachés à contour polygonal, accompagnés d'ovocytes en cours de prévitellogénèse et de vitellogénèse. En effet, de nombreux ovocytes n'ont pas encore terminé leur accroissement.
On retrouve également des amas d'ovocytes préméiotiques prêts à entamer ultérieurement leur prévitellogénèse. Les acini, remplis d'ovocytes, sont serrés les uns contre les autres et occupent toute l'épaisseur du manteau. Le tissu conjonctif inter-acineux est visible et forme une trame mince entre les acini. Il est constitué de cellules vésiculeuses. Par contre, à ce stade, il ne contient pas d'amoebocytes.

Stade III_{A2}

Le nombre d'ovocytes vitellogéniques détachés est plus élevé qu'au stade précédent. Presque tous les ovocytes ont terminé leur accroissement. Cependant, on observe peu d'ovocytes vitellogéniques pédonculés, d'ovocytes prévitellogéniques I et II, et d'ovocytes préméiotiques. Les acini contiennent de nombreux ovocytes mûrs à contour arrondi, prêts à être émis et sont serrés les uns contre les autres.
Dans certaines régions périphériques de la masse gonadique, on observe des amas d'ovocytes nécrosés. ces ovocytes lysés apparaissent fripés.
A ce stade, le tissu conjonctif est pratiquement inexistant. Mais parfois, on retrouve quelques cellules vésiculeuses isolées entre les acini et prés de l'épithélium du manteau. Les amoebocytes sont présents et se rencontrent à proximité des zones de lyse.

Stade III_B

Il correspond à un stade de ponte avancée. La gonade est constituée d'acini contenant de rares ovocytes vitellogéniques détachés résiduels isolés au niveau de la lumière. il reste également des ovocytes prévitellogéniques et des ovocytes préméiotiques.
le tissu conjonctif reprend sensiblement son importance. Les cellules vésiculeuses sont tassées entre les acini et leur cytoplasme, granuleux, renferme des inclusions PAS+ (glycogène).
On observe également des zones de lyse de gamètes à proximité desquelles se regroupent un grand nombre d'amoebocytes.. ces derniers semblent augmenter en taille et en nombre par rapport au stade III_{A2}. De plus, nous avons déterminé un stade intermédiaire entre le stade III_{A2} et III_B. Il représente l'état de la gonade au moment d'une ponte.
Les ovocytes vitellogéniques détachés sont beaucoup moins nombreux qu'au stade III_{A2} et un grand nombre d'entre eux se rencontrent dans les canaux ciliés gonadiques. Ceci permet de constater qu'une ponte partielle a eu lieu et que les ovocytes mûrs qui restent nombreux, peuvent permettrent une nouvelle ponte assez rapprochée.

Stade III_C

C'est un stade de régénération gonadique. Presque tous les ovocytes détachés ont été émis. Il reste, cependant, les ovocytes prévitellogéniques qui arrivent progressivement au stade vitellogénique pédonculé.

Les ovocytes prévitellogéniques I, particulièrement nombreux, constituent une nouvelle génération d'ovocytes qui n'avaient pas terminé leur accroissement au stade précédent.
Il existe, également, un très grand nombre d'ovocytes préméiotiques qui témoigne de la capacité de la gonade à renouveler son stock de gonocytes après la ponte.
Les zones de nécroses sont nettement plus nombreuses et plus étendues qu'au stade précédent. Elles montrent qu'après la ponte, les ovocytes mûrs non émis sont détruits en même temps que les jeunes ovocytes achèvent leur maturation.
Les acini sont espacés et entourés par un tissu conjonctif plus important. Les cellules vésiculeuses, de taille variable, sont plus nombreuses qu'au stade précédent et sont surtout observées entre les acini. Les amoebocytes, toujours très nombreux, sont éparpillés dans tout le manteau.

Stade III_D

Ce stade, qui correspond aux dernières émissions importantes de gamètes, marque la fin de la période de reproduction. Il est caractérisé par une extrême réduction des acini. l'espace laissé libre, devient lacuneux, mais est en partie occupé par du tissu conjonctif riche en glycogène.
Dans les acini, seuls subsistent des nids d'ovocytes préméiotiques qui assureront la reprise de la gamétogenèse. cependant, après les pontes les plus importantes, les acini peuvent encore contenir de rares ovocytes libres qui seront ultérieurement lysés.

Cycle sexuel de *Perna perna*

L'étude du cycle sexuel, montre que les individus qui étaient au stade III_{A2}, début Avril 1981, sont au stade III_C fin Avril et début mai. Ce mois a été donc, caractérisé par une ponte importante.
De Mai à Juillet 1981, la majorité des individus atteint sa maturité et se trouve aux stades III_{A1} et III_{A2}. Néanmoins, on peut observer quelques individus au stade III_C, ce qui prouve l'existence de pontes partielles.
Au début du mois d'Août, les individus sont au stade III_{A2} et III_B. Ce qui montre qu'à partir de ce moment, les pontes deviennent plus importantes pour être maximales à la mi-Août. A cette période, tous les animaux sont au stade III_B et on assiste à une ponte massive. Alors qu'en Septembre, on pouvait s'attendre à trouver une population en période de repos, on note que chez la moitié des individus, il y a une reprise de l'ovogenèse. Ce phénomène se poursuit jusqu'en Décembre. Il se traduit par 50 à 55% d'individus à différents stades de maturité, du stade III_{A1} au stade III_C.
De Décembre 81 à Mars 1982, les gonades sont en pleine maturité (III_{A1}, III_{A2}) avec quelques pontes limitées (III_B).
A la fin du mois de Mars 1982, tous les individus sont au stade III_C. Il y a eu par conséquent une ponte massive, celle du printemps qui confirme les résultats obtenus en Avril 1981.

DISCUSSION

Les résultats obtenus chez ces deux espèces de moules permettent de mettre en évidence plusieurs points. L'activité sexuelle est pratiquement continue pendant toute l'année. Cependant, on peut observer un ralentissement de cette activité au cours de l'automne (de novembre à décembre pour *Mytilus galloprovincialis* et de septembre à novembre pour *Perna perna*).
Deux périodes de pontes importantes ont été enregistrées chez les deux espèces: de janvier, février, mars et mai pour *Mytilus galloprovincialis* et mars, avril et Août pour *Perna perna*. Cependant, dans tous les cas, la vidange n'est pas totale et la restauration gonadique s'effectue rapidement. Le reste de l'année les individus pondent partiellement.
Chez *Mytilus galloprovincialis*, l'examen histologique révèle sur un même individu, la coexistence des différents stades de maturité selon les régions du manteau explorées pendant les périodes de ponte partielle, ce qui ne s'observe pas chez *Perna perna*. L'examen du tissu de réserve gonadique montre des périodes d'appauvrissement et d'envahissement en relation avec le cycle de la gonade.

Mytilus galloprovincialis possède, en plus des cellules vésiculeuses observables chez *Perna perna*, des cellules adipo-granuleuses riches en lipides. Cependant, chez les deux espèces la prolifération des hémocytes dans la gonade et le manteau se fait d'une manière inversement proportionnelle à l'évolution du tissu de réserve. Ainsi, en Algérie, *Mytilus galloprovincialis* pond plus tôt que *Perna perna*. Ceci peut s'expliquer par le fait que *Mytilus galloprovincialis* est à la limite sud de son aire de répartition tandis que *Perna perna* se trouve à sa limite nord. Les températures permettant les pontes massives sont donc plus basses pour *M.g.*(15°C) et plus élevées pour *Perna perna* (17 et 25°C). COUPÉ (1978), LUNETTA (1969), VELEZ et coll. (1967), VELEZ (1971) et CARVAJAL (1969) font les mêmes constatations chez *Perna perna* et estiment que les pontes majeures s'effectuent à des températures comprises entre 16 et 26°C et même jusqu'à 30°C.

Alors que *Mytilus galloprovincialis* présente au nord deux à trois périodes de pontes par an (RENZONI 1961; LUBET et coll. 1963; VALLI 1971-1975; LUBET 1973-1981; PARACHE 1983, 1984), cette même espèce ne pond en Tunisie qu'une seule fois par an (LUBET et coll. 1981). Cependant, il ne semble pas, comme l'a observé LUBET en 1981, que des températures supérieures à 16 et 19°C soient un facteur limitant de l'extension de *Mytilus galloprovincialis* vers le sud. Il semblerait toutefois qu'elles ralentissent le cycle sans l'arrêter.

MASSE et PARACHE (1984) qui ont déterminé des TL50 pour *Mytilus galloprovincialis* comprises entre 29 et 31°C soulignent que cela entraîne des qualités d'eurythermie remarquables pour cette espèce.

Cette action de la température sur la reproduction s'observe chez *Mytilus edulis* dont la période de ponte est estivale au nord de son aire de répartition, devenant progressivement printanière puis hivernale vers le sud (LUBET 1981; MARTEIL 1976; OERTZEN 1972; SUNILA 1981).

Contrairement aux observations faites par d'autres auteurs (SEED 1971; LUBET 1959-1976; RENZONI 1961; LUNETTA 1969; LUBET et coll. 1981, CAYRÉ 1978) sur la maturité de *Mytilus galloprovincialis* au nord de son aire de répartition et celle de *Perna perna* au sud de son aire de répartition, dans l'Algérois il ne semble pas y avoir, pour ces deux espèces, de véritable repos sexuel marqué par un stade 0.

Le rôle de la température sur la reproduction peut être indirect et se combiner à d'autres mécanismes. En effet, l'augmentation de la quantité en phytoplancton peut également déclencher l'émission des gamètes (HIMMELMAN 1981). Selon LE-PENNEC (1981), le modèle de ponte printanier ou estival chez les lamellibranches s'effectuerait au moment où la quantité en phytoplancton est élevée. Dans ce contexte, nous pouvons citer le cas de *Crassostrea virginica* (KENNEDY et coll. 1982), *Crassostrea angulata* (Pascual 1970), *Aequipen irradians* (SASTRY 1963), *Parinopecten yossoensis* (MANU 1976) et *Pecten jacobaeus* (VALLI 1979).

En conclusion, ces deux espèces bien acclimatées en Algérie n'ont pas un cycle sexuel synchrone, ce qui expliquerait que sur une même moulinière, les deux espèces peuvent coexister avec un fort pourcentage d'individus de l'une ou de l'autre espèce suivant l'époque. Ce fait est assez intéressant car la désynchronisation des cycles sexuels de *Mytilus galloprovincialis* et *Perna perna* pourrait nous permettre d'établir une mytiliculture mixte à partir du naissain récolté sur les moulières normales de ces deux espèces.

BIBLIOGRAPHIE

CARJAVAL J. 1969 - Fluctuacion mensual de las larvas y crecimiento del mejillox *Perna perna* (L.) y las condiciones ambientales de la ensenada de Guatapanare, *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, Cumana*, **8**: 13-20.

CAYRÉ P. 1978 - Etude de la moule *Perna perna* L. et des possibilités de mytiliculture en République Populaire du Congo. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **16**: 9-17.

CHIPPERFIELD P.N.J. 1953 - Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* in the british waters. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **32**: 449-476.

HIMMELMAN J.H. 1981 - Synchronization of spawning in marine invertebrate by phytoplankton. Dans " **Advances in invertebrates reproduction** ", W.H. CLARK et T.S. ADAMS, Eds., pp. 3-19.

KENNEDY V.S., KRANTZ L.B. 1982 - Comparative gametogenic and spawning patterns of the Oyter *Crassotres virginica* in central Chesapeake Bay. *J. Shellfish Res.*, **2**: 133-140.

LE PENNEC M. 1981 - Les méthodes expérimentales induisant la ponte chez les mollusques bivalves marins. *Haliotis*, **11**: 139-155.

LUBET P. 1959 - Recherche sur le cycle sexuel et l'émission de gamètes chez les mytilidés et les pectinidés (mollusques bivalves). *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar. Paris*, **23**: 387-548.

LUBET P. 1973 - exposé synoptique des données biologiques sur la moule, *Mytilus galloprovincialis* LmK. *Synop. FAO*, **88**: 1-185.

LUBET P. 1976 - Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches. *Haliotis*, **7**: 49-55.

LUBET P. 1981 - Action de la température sur le cycle de reproduction des lamellibranches. *Extrait Bull. Soc. Zool. France*, **106**: 283.

LUBET P. et BOURCART C. 1963 - Nouvelles observations sur la physiologie sexuelle de Mytilus galloprovincialis LmK. *C. R. Séances Soc. Biol.*, **11**: 1996.

LUBET P., GIMAZANE P.J. et PRUNUS G. 1981 - Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (LmK.) (mollusque lamellibranches) à la limite méridionale de son aire de répartition. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. *Haliotis*, **11**: 157-170.

LUNETTA J.E. 1969 - Fisiologia da reprodução dos mexilhoés (*Mytilus perna* L. Mollusqa lamellibranchia). *Bol. Fac. Fil., Ciên, Letr, Univ. Sao Paulo, Zoologia e Biologia Marinha, N.S.*, **26**: 33-111.

MASSE H. et PARACHA A. 1984 - Evolution de la tolérance thermique de *Mytillus galloprovincialis* LmK. en fonction des températures saisonnières; comparaison de la sensibilité thermique d'individus provenant de populations différentes. *Haliotis*, **14**: 111-118.

MARTEIL L. 1976 - La conchyliculture française. 2- Biologie de l'huître et de la moule. *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar. Paris*, **40**: 149-346.

MARU K. 1976 - Studies on the reproduction of a scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). 1- Reproductive cycle of the cultured scallop. *Reports of Hokkaido Fischeries Exp. Stn.*, **18**: 19-31.

OERTZEN J.A. 1972 - Cycle and rates of six baltic sea bivalves of different zoogeographical origin. *Marine Biol.*, **14**: 143-149.

PARACHE A. 1983 - Evolution temporelle du poids t de la composition biochimique de *Mytilus galloprovincialis* (LmK.) en méditerranée nord-occidentale. *Rapp. Comm. Int. Mer. Medit.*, **29**: 1-8.

PASCUAL E. 1970 - Contribucion al conocimiento de la reproduccion del ostion *Crassotrea angulata* (Lmk.) de la desembocadura del Guadalquivir. *Inv. Pesq.*, **34**: 471-498.

PIETER H., KLUYTMANS J.H., ZURBURG G.W. et ZANDEE D.I. 1979 - The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* (L.). 1- Growth rate and biochemical composition in relation to environmental parameters and spawning. HARTNOLL, Pergamon Press, Oxford-New York, 285-292.

RENZONI A. 1961 - Variazioni istologische stagionali delle gonadi di *Mytilus galloprovincialis* LmK. in rapporto al ciclo riproduttivo. *Riv. Biol. Perugia*, **54**: 45-58.

SASTRY A.N. 1963 - Reproduction of the bay scallop *Aequipecten irridians* LmK. - Influence of temperature on maturation and spawning. *Biol. Bull.*, **125**: 146-153.

SEED R. 1971 - A physiological and biochemical approach to the taxonomy of *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis* from S.W. of England. *Cah. Biol. Mar. Roscoff*, **12**: 291-322.

SUNILA I. 1981 - Reproduction of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) in a brackkish water area, the gulf of Finland. *Ann. Zool. Fennici*, **18**: 121-128.

VALLI G. 1971 - Ciclo di maturita sessuale in *Mytilus galloprovincialis* di Diuno (Trieste). *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, **26**: 1-2.

VALLI G. 1979 - Biometria e riproduzione in Pecten Jacobaens (L.) del golfo di Trieste (Mare Adriatico). *Boll. Soc. Adriatica. Sci.*, **63**: 121-139.

VALLI G., CERNECA F. et FERRANTELLI N. 1975 - Caracteristiche dell'acrescimento e del periodo riproduttivo in un allevamento sperimentale di *Mytilus galloprovincialis* (LmK.). *Boll. Pesca. Piscic. Idrobiol.*, **30**: 2.

VELEZ A.R. 1971 - Fluctuation mensual del indice de engorde del mejillon *Perna perna* natural y cultivado. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, **10**: 3-8.

VELEZ A.R. et MARTINEZ R.E. 1967 - Reproduccion y desarollo larval experimental del mejillon comestible de Venezuela, *Perna perna* (L.). *Boll. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente*, **6**: 266-285.

PLANCHE 1

Figure (A): STADE 2.Les acini sont tres espaces,le tissu de reserve est tres important.(✱)tissu de reserve.(→ v)cellule vesiculeuse.(→ g)cellule adipo-granuleuse.(⟶)bagage de l'acinus.Gr:200

Figure (B):STADE 3A1.Les acini sont serres.Le tissu de reserve est tres reduit(✱) on trouve quelques ovocytes dans les tubules cilies(⟶)
Les ovocytes n'ont pas atteints leur pleine maturite.On observe la presence de quelques homocytes(⟶).Gr:240

Figure (C):STADE 3A2.Les acini occupent la totalite du manteau.Le tissu de reserve est inexistant.Les ovocytes sont serres dans les acini et de cefait presentent un contour polygonal(⟶).Gr:240

Figure (D):STADE 3B1.Les ovocytes sont ronds et isoles dans la lumiere de l'acinus(✱).Certains acini commencent a etre vides(⟶).Gr:150

Figure (E):STADE 3B2.Les acini sont vides de leur contenu(✱).Il ne subsiste plus que des ovocytes meiotiques previtellogeniques et vitellogeniques pedoncules(⟶); (⟶)hemocytes.Gr:200

Figure (F):STADE 3C.Reprise de la gametogenese(⟶).On observe toutes les figures de l'ovogenese.Le tissu de reserve reprend legerement(✱).Gr:200

Figure (G):STADE 3D.Les acini sont vides de leur contenu(✱),les rares ovocytes non emissont phagocytes par les hemocytes (⟶).Ces derniers ont envahis la gonade et le manteau.Nette reprise du tissu de reserve(✱).Gr:125

Figure (H):STADE 3B2.Developpement du tissu alveolaire intra acineux(⟶). Gr:300

Figure (I):STADE 3A2.Zone de lyse dans la gonade(bosse de polichinelle)(✱). semi-fine;Gr:300

P.1

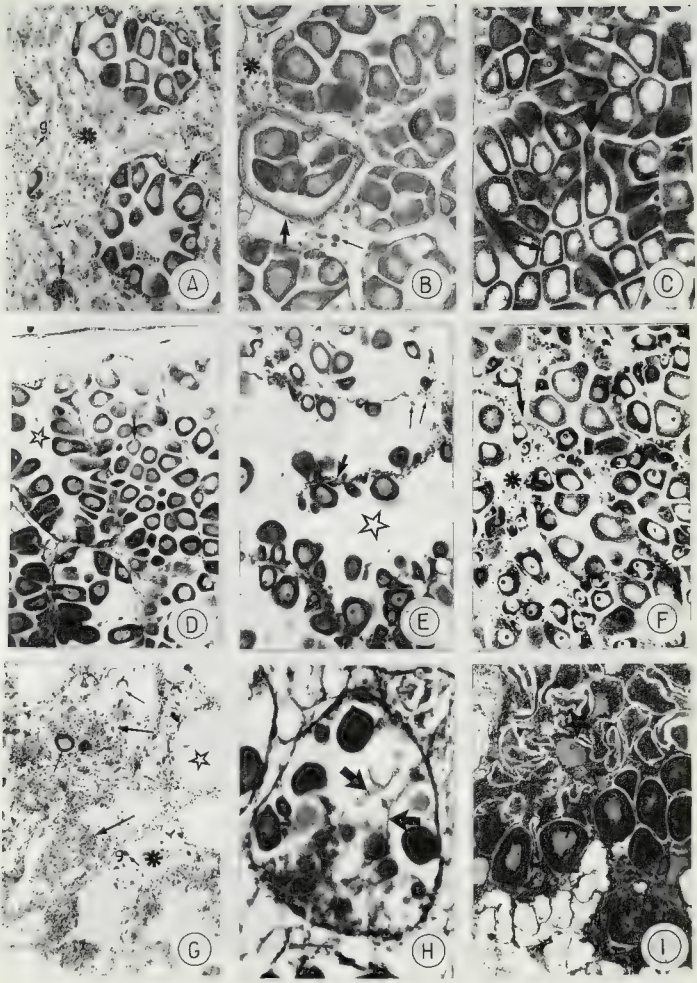


PLANCHE 2

Figure (a): STADE 3A1.Les acini (A) sont serres les uns contre les autres. Il existe peu de tissu dereserve(⊗). (→) paroi acineuse.Mann-Dominici.Gr:150

Figure (b): STADE 3A2.Stade de maturite maximale.Trichrome.Gr:150

Figure (c): STADE 3A2.On peu observer des ovocytes vitellogeniques detaches(⇨) engages dans des canaux(C).Trichrome.Gr:150

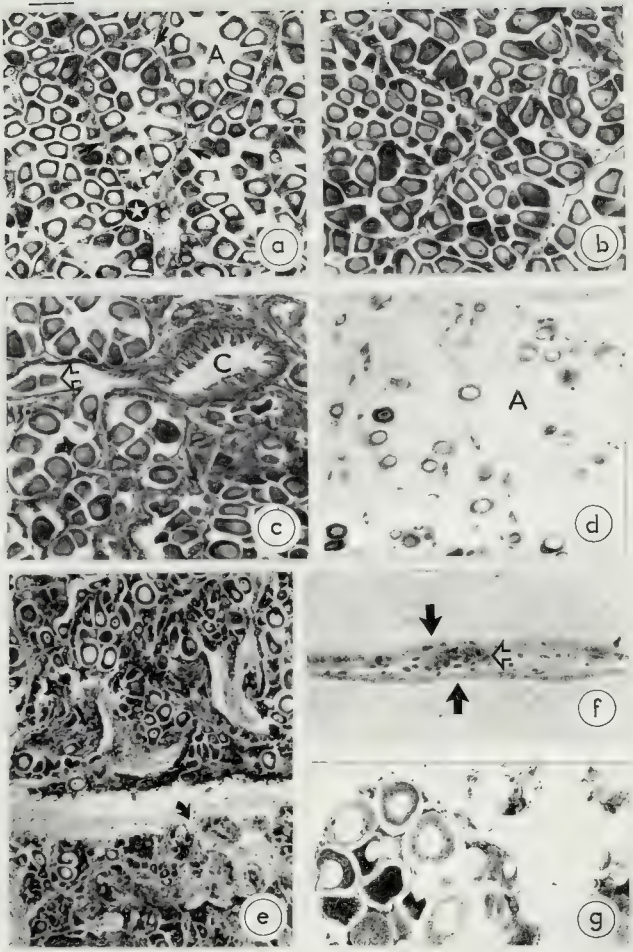
Figure (d): STADE3B.Les acini(A)sont presque vides.Les ovocytes vitellogeniques detaches ont ete emis.Mann-Dominici.Gr:150

Figure (e):STADE 3C.Stade de restauration.Les ovocytes non emis subissent une lyse(➡).Mann-Dominici.Gr:128

Figure (f):STADE 3D.Derniers vidanges. L'epaisseur du manteau(➡)diminue.(⇨)) Il ne reste dans les acini que des ovocytes premeiotiques.Mann-Dominici.Gr:600

Figure (g):Zone de lyse.Mann-Dominici.Gr:300

P.2



Haliotis - vol. 10, 129-141, 1990

PRESSION DE PREDATION EXERCEE PAR LE GASTEROPODE Nucella lapillus L. SUR LES ELEVAGES DE MOULES DE LA COTE OUEST DU CONTENTIN

J.P. GIMAZANE, N. LAGAND et P. LUBET

Laboratoire de zoologie, Institut de Biochimie et de Biologie appliquées, UNIVERSITE DE CAEN - Basse Normandie - FRANCE - 14032 CAEN CEDEX

Le bigorneau perçeur *Nucella lapillus* envahit les parcs mytilicoles (bouchots) situés à proximité des bancs rocheux où il forme d'importantes populations. Le recrutement de ce prédateur étalé dans l'année semble lié à l'implantation des larves *cypris* de balanes dont se nourrissent les jeunes *Nucella*. Des recherches expérimentales ou l'utilisation "in situ" de pièges n'ont pas montré jusqu'ici l'existence d'une attraction "olfactive" exercée par les proies sur les prédateurs. La zonation, la tolérance à la dessication semblent jouer un rôle important dans l'établissement de ce prédateur dans les bouchots.

PREDATION PRESSURE EXERTED BY THE NEOGASTROPOD, Nucella lapillus L. ON THE MUSSELS FARMS FROM THE WESTERN COAST OF COTENTIN

The dog-whelk, *Nucella lapillus* migrates inside the mussel farms (bouchots) located in the vicinity of rock beds where the dog-welk populations are very important.

The recruitment of these predators on rock beds is permanent throughout the year, nethertheless it depends upon the settlement of barnacle cypris stages that are the prey of the young settled dog-whelk. Experimental studies and the utilisation "in situ" of traps have been unable to demonstrate an olfactory attraction exerted by the prey on the predators.

The tidal level and the dessication tolerance of the predators seem to be involved in the implantation of the dog whelk in the mussel farms.

Les élevages de moules sur bouchots de la côte Ouest du Cotentin sont souvent envahis par le Néogastéropode *Nucella (Thaïs) lapillus* L. Les densités de ce bigorneau perçeur sont parfois considérables. Les mytiliculteurs se plaignent des dégâts occasionnés par ces prédateurs qu'ils estiment à une perte moyenne annuelle de 10 % de la production, ce qui représente pour cette région environ 1000 tonnes.

Jusqu'ici, le seul moyen de lutte mis en oeuvre a été le ramassage suivi de la destruction du prédateur, opération lente, onéreuse et illusoire si elle n'est pas collective. Des protections, souvent peu efficaces, sont disposées à la base des pieux dans beaucoup d'exploitations, pour empêcher la progression des bigorneaux du sol vers les moules : ce sont les "tahitiennes", jupettes festonnées assimilées à celles des vahinés. Ces dernières années, l'accroissement considérable de la population de *Nucella lapillus* a incité la section régionale du Comité Interprofessionnel de la Conchyliculture (C.I.C.), à essayer de mieux connaître les causes de cette pullulation et à rechercher des méthodes pratiques d'éradication du prédateur. Les premiers résultats de cette étude font l'objet de ce travail. Trois directions complémentaires de recherche ont été menées simultanément pour répondre à cette demande :

- L'étude de la structure démographique des populations de *Nucella lapillus* au niveau des parcs et des zones adjacentes,
- l'étude expérimentale du comportement sur le substrat : déplacements, attraction exercée par les proies
- la mise au point d'appats et de piégeage dans les parcs.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Structure démographique :

Les stations étudiées (Fig. 1) se situent sur la côte Ouest du Cotentin entre Granville et Carteret. Trois d'entre elles (Pirou, Agon, Salines) ont fait l'objet de relevés mensuels ou bimensuels, les autres ayant seulement été étudiées une fois par saison.

Dans chaque station de 6 à 16 prélèvements, portant chacun sur 200 à 500 animaux, ont été effectuées sur les zones rocheuses et la parcs. Afin de comparer avec les travaux des auteurs, les densités ont été calculées par 0,25 m² . L'analyse de la structure démographique a été effectuée par la méthode de PETERSEN complétée par celle des maxima successifs selon LE GUEN.

1.2. Recherches expérimentales

A- Déplacements :

Les animaux sont disposés dans des bacs en ciment de 2 x 1.5 x 1.5 m, dans lesquels la hauteur d'eau maximum est de 1 mètre. Un dispositif de remplissage et de vidange par siphonage a permis d'obtenir une alternance, toutes les 6 heures, entre un niveau miniumum et maximum. 250 animaux correspondant à une population recueillie sur zone rôcheuse est introduite sur le fond du bac vide. On note après 6 heures (bac rempli) le nombre des animaux sur les parois à différents niveaux puis celle des animaux après 12 heures lorsque le bac est à nouveau vide, et après 18 heures quant il est plein.

Chaque expérience est renouvelée 4 fois, avec des lots différents d'animaux et plusieurs séries expérimentales ont été réalisées pour chaque saison de l'année. Les résultats sont exprimés en pourcentage de la population aux différents niveaux.

B- Attraction exercée par les proies

Le dispositif précédent est modifié par l'adjonction dans le bac de pieux verticaux de 1 m 20 de haut et distants entre eux de 0,17 m (fig. 2). Ces pieux en chêne ont subi avant leur utilisation un séjour de plusieurs semaines dans l'eau de mer : 2 pieux sont nus (témoins), 2 recouverts de moules de 1 an que l'on a fait fixer au préalable en les entourant d'un filet enlevé au moment de l'expérience, les premières moules fixées étant situées à 0,30 m du fond du bac. 2 pieux sont entourés de bandes de matières plastique ayant capté des balanes et prélevées sur les bouchots.

Des lots de 250 animaux sont introduits dans le bac vide qui se remplit et se vide alternativement toutes les 6 heures. Les résultats sont exprimés en pourcentage de la population sur les parois du bac et sur les différents pieux.

C- Piégeage et appats

20 pièges ont été posés sur les parcs des Salines de mars à juillet 1988. Ils sont constitués par un tube de PVC de 0,30 m de diamètre et de 0,40 m de haut pourvu d'un fond grillagé, un entonnoir conique formant le couvercle (Fig. 3). Ils sont attachés à la base des pieux et amorcés avec différents appats : crabes broyés (*Carcinus moenas*), (5) moules broyées ou vivantes (5), 5 d'entre eux témoins ne renferment aucun appat. Les résultats sont exprimés en nombre total d'animaux capturés par piège pendant la période étudiée.

2- RESULTATS

2.1. Populations de *Nucella lapillus*

A- *Les bancs rôcheux situés à proximité des parcs servent de réservoirs à la population.* Les densités supérieures à 50 animaux par 0,25 m² sont fréquentes, mais difficiles à estimer car les animaux sont regroupés à marée basse dans les anfractuosités ou les zones abritées de la dessication. Les jeunes animaux (3-6 mm) sont toujours localisés au niveau supérieur des rôchers, dans des zones totalement recouvertes par les balanes (*Elminius modestus* et *Balanus balanoïdes*) (Horizon médio-littoral supérieur) ; ils occupent souvent l'intérieur de la muraille des balanes mortes.

La population est constituée par plusieurs générations mais il ne peut être observé que deux pics (Fig. 4) correspondant au recrutement et aux individus plus âgés. La reproduction est étalée sur toute l'année comme l'atteste la présence constante de pontes. Toutefois les jeunes de taille inférieure à 1 cm, bien que constamment présents, sont plus abondants en automne et en hiver.

B- *Sur les parcs les densités de populations varient suivant les stations* et peuvent atteindre jusqu'à 20 animaux par 0,25 m² . Elles sont d'autant plus faibles que les parcs sont éloignés dans des zones rôcheuses et que la granulométrie du sédiment freine le transit des perçeurs, les chiffres les plus bas (moins de 0,3/0,25 m²) correspondant à des sédiments vaseux ou sablo-vaseux et à des zones éloignées des rôchers (Fig. 1).

En raison du ramassage des perçeurs par les mytiliculteurs, l'estimation des densités reste aléatoire. Toutefois l'étude d'une station (Salines) avant et après ramassage, montre que le stock recouvre son niveau initial après 4 à 5 mois.

Les fortes densités sont observées à la base des pieux dans la zone dégarnie de moules. Au niveau des bivalves, la densité reste très faible, des perçeurs piégés par les bryssus étant détruits lors de leur pénétration dans la moulière. Sur les pieux vides, les perçeurs sont répartis sur toute la longueur. Ils sont d'autant plus nombreux que le substrat est recouvert de balanes, les animaux ayant tendance à s'accumuler dans la partie supérieure des pieux.

C- *La densité des perçeurs est indépendante de l'âge des moules élevées* sur les pieux. Toutefois lorsque les bivalves sont conservés trop longtemps en élevage, les byssus deviennent fragile et les perçeurs peuvent s'introduire en grand nombre entre les mollusques et le pieu. Dans les zones colonisées par les balanes, en particulier à l'extrémité supérieure du pieu, ils peuvent être trés abondants, selon les observations de mytiliculteurs.

D - L'étude de la structure des populations (Fig. 5) montre l'existence d'un seul pic dont la valeur maximale ne varie pas au cours de l'année. Il s'agit d'animaux âgés dont la taille est supérieure à 15 mm. *Nous n'avons jamais observé de recrutement au niveau des parcs.*

2.2. Recherches expérimentales sur les déplacements et l'attraction exercée par les proies.

A- Lorsque les animaux ont été déposés sur le fond et que le bac se remplit ou que son niveau reste constant, on assiste à un déplacement vertical affectant environ 74 % de la population, 51 % restant au niveau de l'interface eau-air et 23 % en légère émersion (1 à 4 cm) au dessus du niveau maximum (Fig. 6). La chute du niveau n'affecte guère ces positions respectives, nous n'avons jamais alors observé d'animaux cheminant vers le fond. Seuls quelques individus se décollent des parois au cours de l'émersion et tombent sur le fond du bac alors que d'autres restés sur le fond se déplacent vers le haut, ce qui maintient à peu près constantes les proportions des animaux aux différents niveaux. Ces dernières ne varient pas de façon significative si l'on prolonge l'expérience plusieurs jours ou en fonction de la saison. On observe toute l'année des accouplements et des pontes au niveau de l'interface ou de la zone émergée. Enfin, les jeunes animaux (moins de 15 mm) se situent toujours dans les niveaux les plus élevés.

B- Lorsque l'on donne le choix de différentes pistes aux prédateurs, on trouve des résultats similaires aux précédents en ce qui concerne les parois du bac, les pieux nus ou recouverts de balanes (tableau n°1). Toutefois, les moules arrêtent la progression des perçeurs qui restent localisés à la base de ces pieux. Enfin, il n'existe pas de différences significatives pouvant justifier une influence attractive des proies (balanes ou moules) sur les déplacements des prédateurs. Seulement 6 moules ont été attaquées sur l'ensemble des expériences.

2.3. Pièges et appâts : L'étude du tableau n° 2 montre que les appâts utilisés ne semblent exercer aucune influence sur les l'attraction de *Nucella lapillus*, qui est l'espèce la plus faiblement représentée au niveau des prises.

3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La structure des populations de *Nucella lapillus* dans les zones rôcheuses des côtes de l'Ouest Cotentin rappelle celle des populations du littoral armoricain bien que les animaux atteignent des tailles plus élevées qu'en Bretagne (Hommay-1982). Comme l'a signalé cet auteur, ainsi que Gruet -1977 en Vendée, les pontes sont présentes en permanence et le recrutement paraît continu, avec toutefois certaines périodes où le nombre des juvéniles est plus important et qui semblent varier suivant les années ou les stations. L'implantation des juvéniles sur le substrat dépend de la présence des stades *cypris* de balanes qui constituent

leur nourriture (Barnett - 1979). L'étude du zooplancton effectuée par le CNEXO (1977) dans cette zone et nos observations personnelles sur la présence permanente des *cypris* sur les rôchers montrent que les larves de balanes sont présentes toute l'année.

Les individus âgés semblent moins bien résister que les jeunes à la dessication (Feare, 1978 ; Coombs, 1973), ce que nos observations sur le terrain ou au laboratoire vérifient. Les animaux les plus âgés se détachent alors facilement du substrat. L'action des vagues et des forts courants faciliterait leur dispersion, dans les zones adjacentes où la présence de débris rocheux et de cailloutis recouverts de balanes favorise leur extension, Cette sélection expliquerait la présence des individus de grande taille, à forte densités, dans les parcs situés près des zones rocheuses ; alors que la présence des jeunes est exceptionnelle.

Dans les parcs les *Nucella* cherchent à regagner leur zone optimale (médio littoral supérieur), ce qui est évident lorsque l'on observe les pieux sans moules. Sur les pieux recouverts de bivalves, nos observations confirment celles de Petraitis (1987) sur les moulières naturelles : les perçeurs sont arrêtés à la limite inférieure des moules. Ceux qui pénètrent au niveau de la pelisse sont souvent piégés par les *byssus* : on trouve un nombre important d'animaux morts entre les moules et le substrat.

Les différents appats testés au laboratoire ou dans la nature n'ont pas permis de mettre en évidence une attraction exercée par les animaux vivants ou pas leurs broyats. Contrairement à ce qui a été suggéré par (Dundin et Hugues, 1984). Par ailleurs compte tenu de leur répartition à la base des pieux et des observations de Bayne (1978) sur la pression de prédation exercée par *Nucella lapillus*, l'appréciation des dégâts occasionés par cette espèce sur les moules de bouchots semble surestimée au moins pour les moules conservées en culture pendant 18 à 19 mois. Après ce délai, les moules âgées possèdent un byssus fragile. Les *Nucella* peuvent alors envahir, largement les pieux et les mytiliculteurs ont observé de très fortes densités réellement responsables d'une importante prédation.

BIBLIOGRAPHIE

Anonyme, 1977 - Etude écologique de projet - Site de Flamanville (Unité littoral) COB - Rapport CNEXO - : 1-70

Barnett M., 1979. Laboratory study of predation by the dogwhelks *Nucella lapillus* on the barnacles *Eliminius modestus* and *Balanus balanoïdes* . J. mar. Biol. Ass. U.K., **59** : 229-306.

Bayne B.L., 1978 : Rates of feeding by *Thais lapillus* . J. exp. mar. Biol. Ecol., **32** (2) : 113-129

Coombs H.A., 1973. Dessication and age factors in the vertical distribution of the dogwhelks *Nucella lapillus* L. J. Zool. Soc. London, **177** (1) : 57-66

Dundin S.D.B., Hugues R.N., 1984. Behaviour components of pray, selection by dogwhelks *Nucella lapillus*, feeding on barnacles in the laboratory. J. Exp. mar. Biol. Ecol., **79** (1) : 91-103

Feare C.J., 1972. The adaptation significance of aggregation behaviour in the dogwhelk *Nucella lapillus*. Ibid., **7** (2) : 117-126

Hommay G., 1982. Contribution à la biologie et à l'écologie du pourpre *Thaïs lapillus* L. sur le littoral armoricain. *Th. Doct. 3eme cycle*, Univ. Rennes : 1-220.

Petraitis P.S., 1987. Immobilisation of the predatory gastropod, *Nucella lapillus*, by its prey *Mytilus edulis* Biol. Bull., **172** : 307-314

Tableau n° 1

ETUDE EXPERIMENTALE DE L'ACTION EXERCEE PAR LES PROIES

Substrats / Niveau	P	N1	N2	B1	B2	N1	N2	Total %
Animaux sur le fond du bac	11	11	11	11	11	11	11	11
Animaux entre le fond et le niveau maximum de l'eau	1	2	1	1	2	10 (1)	8 (1)	25
Animaux au niveau maximum de l'eau	8	8	7	9	8	1	3	42
Animaux en émersion	6	5	4	3	3	1	-	22

- Les chiffres correspondent au pourcentage de la population (200 animaux) sur les différents substrats 6 heures après la mise en eau (niveau maximum), les perçeurs ayant été déposés sur le fond du bac lors du remplissage du bac
- Substrats : P = paroi du bac, N1 et N2 = pieux nus, B1 et B2 = pieux avec balanes, N1 et N2 = pieux avec moules jeunes (1) et âgées (2)

(1) Ce niveau correspond ici à l'insertion des moules sur la partie basse du pieux qui fait obstacle à la progression des perçeurs vers des niveaux plus élevés.

Tableau n° 2

ESSAIS D'APPATS DISPOSES DANS DES PIEGES

	Témoins	Moules vivantes	Moules broyées	Balanes vivantes	Balanes broyés	Crabe broyé	Total des prises	% des captures
ESPECES CAPTUREES								
Mollusques gastéropodes								
-Buccinum undatum	6	19	24	18	16	56	133	34 %
-Nassarus reticulatus	10	11	16	7	14	96	144	38 %
-Nucella lapillus	2	4	3	6	3	5	21	5 %
-Ocenebra erinaceus	4	4	6	3	4	8	25	7 %
Crustacés Décapodes								
- carcinus moenas	6	8	12	3	5	9	37	10 %
Poissons								
- Blennius	4	0	6	1	8	9	24	6 %

Les pièges ont été amorcés à chaque basse mer de vive-eau, vidés et réamorcés à la vive-eau suivante, de mars à juillet. Les chiffres indiquent le nombre des animaux capturés dans chaque piège pendant cette période (8 relevés).

Fig N°1

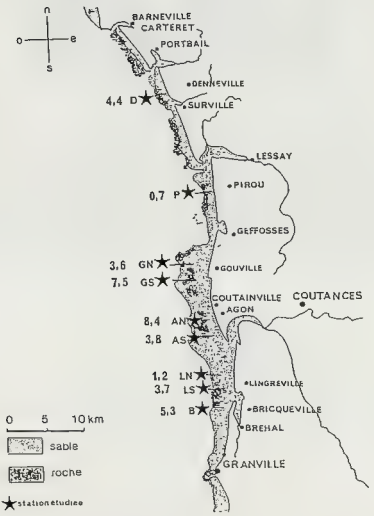


Figure N° 1

POSITION DES STATIONS : D = DENNEVILLE, P = PIROU, GN et GS : GOUVILLE Nord et Sud, AN et AS AGON Nord et Sud, LN et LS : LINGREVILLE Nord et Sud, B = Salines-BRICQUEVILLE

Densité moyenne de prédateur : Nucella lapillus (Bigorneau perçeur) estimée par 0,25 m^2 au niveau des parcs (Bouchots)

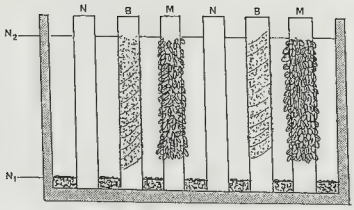


Figure N°2

Dispositif expérimental pour tester l'attraction
B = pieux recouverts de Balanes, M = pieux recouverts de moules,
N = pieux témoins, N1 et N2 niveaux de l'eau du bac qui se remplit et se remplit et se vide alternativement en six heures.

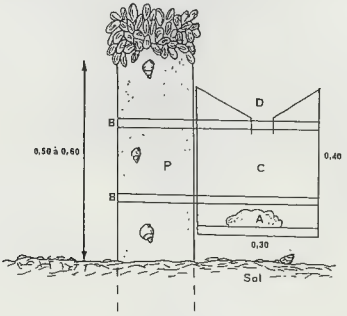


Figure N° 3

Pièges : A = appat, B = Brides d'attache
C = corps du piège (grillage)
D = entrée, P = Pieu

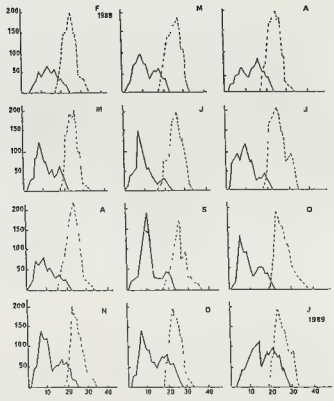


Figure n° 4

Structure de la population des perçeurs (Nucella = Thaïs-lapillus) des zones rôcheuses (Rochers des Moulières) Agon-Sud au cours d'un cycle annuel (1988-1989). Les traits pleins représentent les animaux "jeunes". Les traits pointillés, les perçeurs plus âgés à coquille usée révétue d'algues encroutantes. En abscisse, taille des animaux en mm, en ordonnée nombre d'individus dans chaque classe millimétrique.

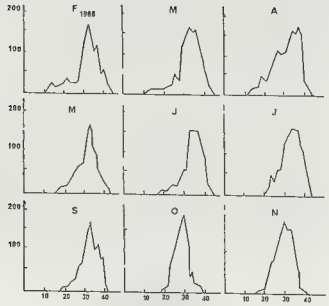


Figure n° 5

Structure de la population des perçeurs-Nucella (=Taïs) lapillus des parcs (Bouchots) Agon-Sud au cours d'un cycle annuel (1988). On remarquera l'absence de recrutement.

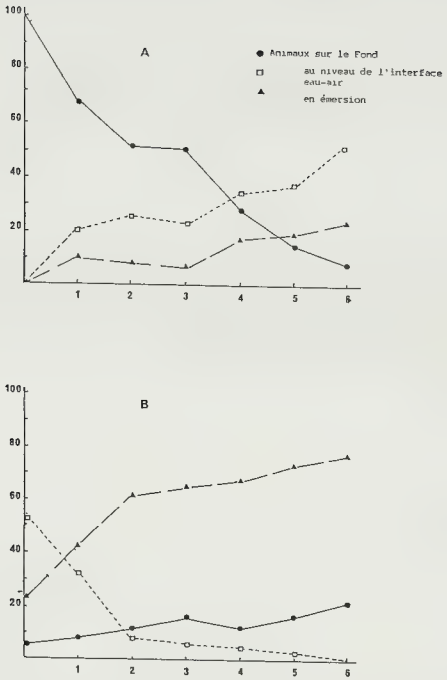


Figure n° 6

A - Pourcentage des animaux sur le fond, les parois, l'interface eau-air et en émersion après six heures de remplissage du bac

B - Pourcentage des animaux six heures après la fin de l'expérience précédente : vidange du bac

Haliotis - vol. 10, 143-161, 1990

VARIATIONS DES PRODUCTIONS DE BIODEPOTS (FECES ET PSEUDOFECES) DE L'HUITRE *CRASSOSTREA GIGAS* DANS UN ESTUAIRE MACROTIDAL : BAIE DE MARENNES-OLERON.

par

Daniel RAZET*, Maurice HERAL*, Jean PROU*, Jacqueline LEGRAND** et Jean-Marc SORNIN**

* Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)

IFREMER, B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE.

** ECOCEAN, Hotel des entreprises, 17000 LA ROCHELLE.

ABSTRACT : Variations of biodeposits production (faeces and pseudofaeces) for the oyster *Crassostrea gigas* in a macrotidal estuary : Bay of Marennes-Oleron.

The continuous obtention of current (speed and direction) turbidity and phytoplanktonic fluorescence was achieved for 9 successive days during the month of May 1988. Each two hours, during the day, the faeces and pseudofaeces productions of 7 oysters have been sampled individualy. The filtration rate were calculated in continuous. It appeared that the concentration in particular matter and also the planktonic fluorescence fluctuated in direct relation with the water depth, the origin of the water masses and the speed of the wind. During the tidal cycle the mean filtration rate was constant which induced a food consumption largely variable. The oysters were always above the limit of pseudofaeces production which regulated the ingested quantity. Their amount were directly correlated with the concentration of particular matter in suspension. These results demonstrated clearly that a sort of the particular matter occured. The japanese oysters rejected preferentialy the mineral components in the pseudofaeces while the organic material which went through the digestive tractus was increased.

Key-words : *Crassostrea gigas*, sort, pseudofaeces, faeces.

RESUME :

Le suivi en continu du courant (vitesse et direction) de la turbidité et de la fluorescence phytoplanctonique a été réalisé pendant 19 jours en mai 1988. Toutes les deux heures, pendant la journée, les émissions de féces et pseudoféces de 7 huîtres ont été récoltées individuellement et séparément. Parallèlement, des mesures de taux de filtration ont été réalisées. Il apparait que la concentration en matériel particulaire ainsi que la fluorescence planctonique fluctuent, en relation étroite avec la hauteur d'eau en fonction de la vitesse du courant, de l'origine de la masse d'eau et du vent. Pendant le cycle de marée le taux de filtration est constant et induit une consommation de nourriture fluctuante. Les huîtres sont toujours au-dessus du seuil de production de pseudoféces qui régulent la quantité ingérée. Leur quantité est étroitement corrélée avec les concentrations de matériel particulaire en suspension. Ces résultats démontrent, par ailleurs, qu'il existe nettement un tri du matériel particulaire en suspension. Les huîtres rejettent préférentiellement le matériel minéral dans les pseudoféces alors que le matériel qui transite dans le tractus digestif est enrichi en matière organique.

Mots clés : *Crassostrea gigas*, tri, pseudofèces, fèces.

INTRODUCTION

Le bassin estuarien de Marennes-Oléron présente une grande variabilité hydrologique (Héral et al., 1983 ; Héral et al., 1987) induisant pour les mollusques qui y sont cultivés des conditions trophiques particulières. Or peu de résultats ont été obtenus sur l'impact de la variabilité des conditions trophiques sur la physiologie des mollusques. Fréchette et

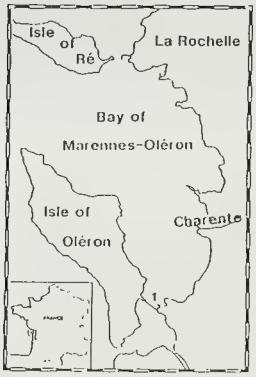


Figure 1 : Localisation de la station de prélèvement.

Bourget (1987), en donnant expérimentalement une charge alimentaire fluctuante ne trouvent pas d'effet sur le transfert d'énergie entre le matériel particulaire et les moules, le taux de filtration et l'efficacité d'assimilation restant constant. Par ailleurs, dans l'étude des modèles énergétiques réalisés sur le bassin de Marennes-Oléron il est pris comme hypothèse que les biodépôts produits par les mollusques sont intégralement remis en suspension et que la matière organique associée est directement réutilisable par les filtreurs (Bacher et al., 1989). Or il apparait que si les pseudoféces qui sont très peu cohésifs, agglomérés avec du mucus peuvent être facilement remis en suspension, les féces d'huîtres *Crassostrea gigas* sédimentent rapidement (Kusuki, 1978) même s'ils peuvent être remis ultérieurement en suspension (forts courants, tempêtes, etc...). Comme l'énergie des biodépôts représente 60 % de l'énergie consommée par les huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984) il est important de connaître les relations entre les facteurs du milieu très variables et les productions de féces et de pseudoféces. Ainsi de nombreux auteurs ont démontré une corrélation positive entre teneur de matière en suspension et production de biodépôts (Tenore et Dunstan, 1973 ; Forster Smith, 1975 ; Hildreth, 1980 ; Tsuchiya, 1980 ; Sornin et al., 1983) mais peu de travaux ont été réalisés en séparant les féces des pseudoféces. Ainsi Kiorboe et al. (1980), Kiorboe et Mohlenberg (1981) démontrent que la moule puis neuf autres espèces de bivalves ingèrent préférentiellement le phytoplancton quand les mollusques sont nourris avec un mélange d'algues et d'argile. Par ailleurs Newell et Jordan (1983) trouvent, avec une nourriture naturelle pour une gamme de concentration de 4 à 20 $mg.l^{-1}$ de charge sestonique que l'huître *Crassostrea virginica* ingère préférentiellement différents types de matières organiques particulaires et rejette proportionnellement plus de matières minérales dans les pseudoféces. Deslous-Paoli et al. (sous presse) confirment que l'huître *Crassostrea gigas* trie la matière particulaire, les pseudoféces contenant moins de matière organique et particulièrement de protéines et de lipides.

Dans ce travail, nous voulons mettre en évidence le comportement des huîtres dans un milieu très fluctuant avec des charges sestoniques élevées (> 100 $mg.l^{-1}$), déterminer les lois qui contrôlent les productions de biodépôts et vérifier le tri du matériel particulaire généré par la production de pseudoféces.

MATERIELS ET METHODES

La station échantillonnée est située au centre du bassin de Marennes-Oléron dans un secteur représentatif des conditions hydrologiques des parcs ostréicoles (fig. 1) (Héral et al., 1983). Les expérimentations sont réalisées pendant 9 jours en mai 1988.

Les mesures en continu de la chlorophylle et de la turbidité sont réalisées selon le protocole décrit par Prou et al. (1989). Après le passage dans un premier turbidimètre et fluorimètre, 5 huîtres adultes de poids total sec de 4,74 g sont alimentées dans une chambre fermée à débit contrôlé, le flux sortant de la chambre passant dans un deuxième turbidimètre et fluorimètre (fig. 2). Le taux de filtration est calculé par la formule suivante :

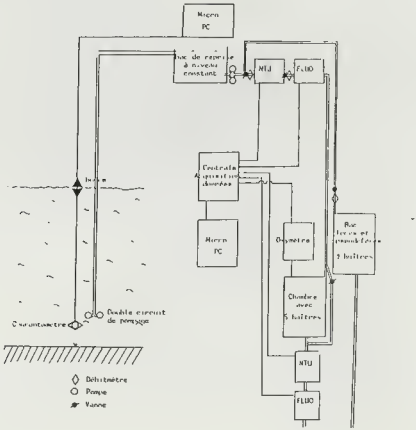


Figure 2 : Schéma du protocole expérimental.

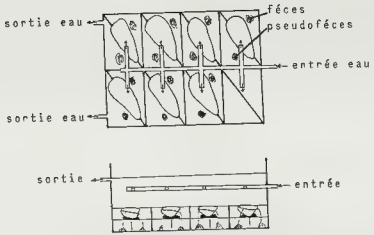


Figure 3 : Schéma du protocole pour récolte individuelle des fèces et pseudofèces.

$$\text{Fil} = \frac{\text{Entrée-Sortie}}{\text{Entrée}} \times \frac{\text{Débit}}{\text{Poids sec}}$$

Les turbidimètres et fluorimètres sont auparavant calibrés et corrigés entre eux, même ils sont étalonnés en charge sestonique en $mg.l^{-1}$ pour les turbidimètres et chlorophylle-phéopigments en $mg.l^{-1}$ pour les fluorimètres avec les étalonnages décrits dan Prou et al. (1989). La filtration est calculée avec les signaux des turbidimètres et ceu des fluorimètres.

Un circuit parallèle alimente un bac contenant 7 huîtres adultes d'une longueur moyenn de 7 cm et de masse de chair sèche de 0,8 g. Pour récupérer séparément les fèces et les pseudofèces (fig. 3), les huîtres sont disposées sur une cloison transversale selon un procédé déjà utilisé par Lund (1957) pour séparer les biodépôts. Les pseudofèces et fèces sont récoltés individuellement et séparément par pipetage à 11h, 13 h, 15 h, 17 h et 19 h pendant la durée de l'expérience. Les biodépôts sont ensuite congelés. Après homogénéisation, des aliquotes de chaque prélèvement sont recueillis sur différents filtres Whatman GFC pour analyse des caractéristiques des fèces et pseudofèces. Le poids sec est déterminé après rinçage à l'eau distillée et séchage à 60°C pendant 24 heures tandis que la fraction minérale est séparée du matériel organique par crémation à 450°C pendant 1 heure. Les filtres recueillant la matière organique pour les dosages du carbone et de l'azote sont passés sur des vapeurs d'acide chlorhydrique puis déshydratés en étuve à 44°C. Les dosages sont réalisés sur appareil Carlo Erba selon le protocole de Bechemin et al. (1989).

Simultanément aux prélèvements des biodépôts, des prélèvements d'eau sont réalisés toutes les 2 heures. La matière particulaire recueillie sur filtre Whatman GFC est analysée avec les mêmes protocoles que pour les fèces et pseudofèces.

Pour mettre en relation la production de biodépôts, en fonction de la charge sestonique, les enregistrements en continu des néphélomètres sont utilisés. En intégrant le signal on obtient la tubidité moyenne pour les 2 heures de production de féces et de pseudofèces. Par régression successive entre charge sestonique et les prélèvements discrets pour analyse de la matière organique, on obtient la concentration moyenne en matière organique, en azote et en carbone particulaire.

RESULTATS

1. Paramètres physiques (fig. 4)

La force du vent est faible pendant la période d'étude tandis que la direction du vent (ouest) est restée relativement constante. L'amplitude de la marée est de 5 mètres au début de l'expérience en marée de vives eaux et de 2,5 mètres en mortes eaux. La direction du courant vient du nord pendant le flot, du sud pendant le jusant. La vitesse du courant montre un cycle marqué en relation avec la marée. Un décalage de 2 heures et demi est observé entre le minimum de hauteur d'eau et le début du flot. La vitesse du courant de jusant est largement supérieure a celle du flot, mais la durée du flot est plus élevée que celle du jusant.

2. Turbidité et fluorescence

L'évolution de la concentration du seston montre l'influence du cycle de marée avec un maxium à basse mer de 170 $mg.l^{-1}$ et un minimum à haute mer de 25 $mg.l^{-1}$ (fig. 4). Les facteurs qui influencent principalement la turbidité sont la hauteur d'eau et la vitesse du vent. Une autorégression permet d'expliquer 91 % de la variance (Prou et al., 1989).

$$Tu = 0,8931\ Tu\ (t-1) - 0,898\ H + 8,56\ V + 5,349$$

où Tu est la turbidité en $mg.l^{-1}$, Tu (t-1) en $mg.l^{-1}$ est la turbidité à la même station 10 minutes avant, H est la hauteur d'eau et V est la vitesse du courant.

La fluorescence est fortement corrélée à la turbidité ainsi qu'aux concentrations en phéopigments, indiquant que les biomasses fluorescentes correspondent principalement aux remises en suspension du phytobenthos et des biodépôts des huîtres qui sont particulièrement riches en phéopigments (Prou et al., 1989) (fig. 4).

$$Fl = 0,423\ Tu + 42,48 \qquad r = 0;77$$

où Fl représente la fluorescence de la colonne d'eau et Tu la turbidité en $mg.l^{-1}$.

3. Taux de filtration

Le calcul obtenu par analyse des signaux continus de l'entrée et de la sortie de la chambre avec 5 huîtres permet d'obtenir un taux de filtration moyen compris entre 0 et 3 $l.h^{-1}.g^{-1}$ de chair sèche avec les signaux de turbidité (fig. 5), alors que le calcul obtenu par les signaux de fluorescence donne un taux de filtration compris entre 0,5 et 8 $l.h^{-1}g^{-1}$ de chair sèche (fig. 5).

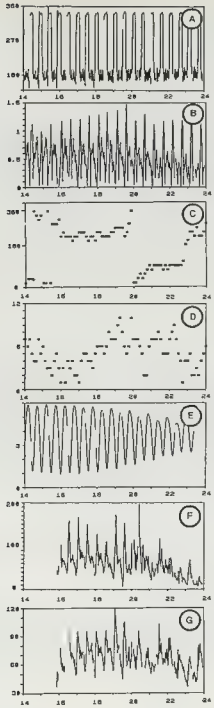


Figure 4 : Evolution des différents paramètres physiques et hydrobiologiques du 14 au 24 mai 1988. A : direction du courant en degrés, B : vitesse du courant en ms^{-1}, C : direction du vent en degrés, D : vitesse du vent en $m.s^{-1}$, E : amplitude de marée en m, F : charge sestonique en $mg.l^{-1}$, G : fluorescence en unité de fluorescence.

4. Production de féces et de pseudoféces

La production de féces moyenne des 7 huîtres est relativement constante, fluctuant autour de 22 mg $sec.h^{-1}.gcs^{-1}$ (fig. 6). Cette production n'est guère dépendante de la charge de particules en suspension. Par contre la variabilité individuelle des huîtres est forte, fonction de l'activité de filtration de chaque huître qui fluctue indépendamment des facteurs du milieu (Héral et al., 1989).

La production de pseudoféces (fig. 6) est beaucoup plus variable dans le temps, mais est fonction de la charge sestonique de l'eau lorsque les huîtres filtrent. Ainsi la production, moyenne des 7 huîtres, est corrélée significativement (r = 0,75 pour 38 degrés de liberté, pente de 0,997) avec la teneur de matière en suspension dans l'eau de mer. Comme pour les féces la variabilité individuelle de production de pseudoféces est grande et s'accentue plus le seston est élevé. Au-dessus de 100 $mg.l^{-1}$ plus de la moitié des huîtres présente une production de pseudoféces très faible inférieure à 100 $mg.h^{-1}.gcs^{-1}$. La dispersion des résultats s'explique par la fréquence de fermeture des huîtres pendant les 2 heures de mesure.

Les compositions en matières organiques de la matière particulaire de l'eau, des pseudofèces et des féces sont respectivement de 11,85 %, 9,79 % et 16,23 %. Leur teneur en azote sont de 0,31 %, 0,23 % et 0,31 %, alors que leur teneur en carbone sont de 4,03 %, 4,22 % et 4,72 %. Afin de tester si les différences qui apparaissent pour les pourcentages moyens présentent une signification statistique, le test de Gibbons (1985) sur l'appariement des couples de valeur a été retenu. Le test appliqué aux grands échantillons suit la loi normale (Z) selon la formule :

$$Z = \frac{S^+ - 0,5 - 0,5n}{0,5\sqrt{n}}$$

où S^+ est le nombre de différences positives entre les deux séries appariées testées, n est la taille de l'échantillon et 0,5 est la correction de continuité.

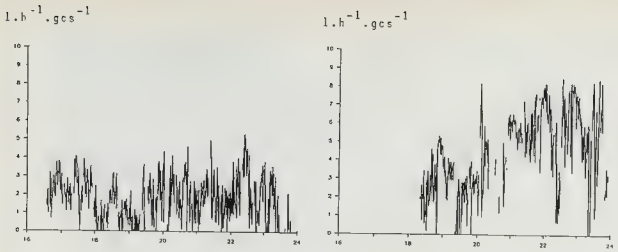


Figure 5 : Evolution des taux de filtration exprimés en l.h-1g-1 de chair sèche (g.c.s.) ; A : calculés à partir des deux turbidimètres, B : calculés à partir des deux fluorimètres.

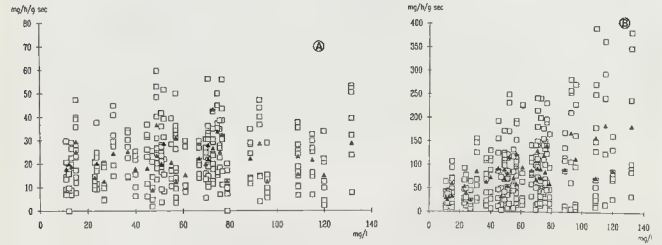


Figure 6 : Evolution des productions de biodépôts exprimées en mg.h-1.g-1 de chair sèche (g.c.s.) en fonction de la charge sestonique exprimée en mg.l-1 ; A : fèces, valeurs individuelles □ , valeur moyenne ▲ . B : pseudofèces ⁝ valeurs individuelles □ valeur moyenne▲

	S^+	n	z
Matière organique	37	53	2,74
Azote	37	51	3,64
Carbone	39	51	0

Tableau 1 : Résultats des paramètres du test de Gibbons pour comparaison des teneurs en matières organiques des pseudoféces et du matériel particulaire de l'eau.

Il apparait (tableau 1) une différence significative entre les teneurs en matière organique et en azote des pseudoféces et le matériel particulaire en suspension dans la colonne d'eau, mettant en évidence un tri du matériel rejeté par les palpes labiaux proportionnellement apauvri en matière organique. La sélection de la matière organique est différentielle entre l'azote et le carbone, le carbone faisant l'objet d'un tri statistiquement non significatif alors que l'azote est retenu préférentiellement pour enrichir le bol alimentaire.

Sur un graphe présentant les taux respectifs des différents constituants, en l'absence de tri les points devraient être situés à proximité d'une droite de pente 1. Pour la matière organique (fig. 7) il apparait un tri pratiquement pour l'ensemble des cas (sauf 4) mais ce tri est accentué pour de fortes valeurs du pourcentage de matière organique dans la colonne d'eau (supérieur à 20 %). Ces forts taux correspondent à de faibles charges sestoniques 11 à 15 $mg.l^{-1}$ associées à des eaux proportionnellement plus riches en pigments chlorophylliens (0,0017 % contre 0,0008 %). Le même comportement se retrouve pour l'azote (fig. 7) et pour le carbone (fig. 7), alors que le test des signes rejette l'hypothèse d'un tri car la même quantité de points est située de part et d'autre de la droite de pente 1. Il apparait ainsi un tri marqué lorsque le seston est plus faible et proportionnellement plus riche en phytoplancton. Cette relation étroite entre la charge sestonique et le tri peut être représentée par le rapport du taux d'un constituant dans l'eau sur ce même constituant dans les pseudoféces (fig 8). Les courbes suivent une fonction décroissante en 1/x avec une asymptote parallèle à l'axe des x proche de 1 indiquant que pour les fortes charges sestoniques il ne se produit pas de tri. Il apparait que pour la matière organique le tri entre eau inhalée et pseudofèces est d'un facteur 2 pour la matière organique, de 4 pour l'azote et de 2,5 pour le carbone (fig. 8). Ceci a pour conséquence que quelque soit le taux de matière organique de l'eau inhalée, l'huitre régule la teneur en matière organique des pseudofèces à une moyenne de 12 % avec 0,3 % d'azote et 4 % de carbone (fig. 7).

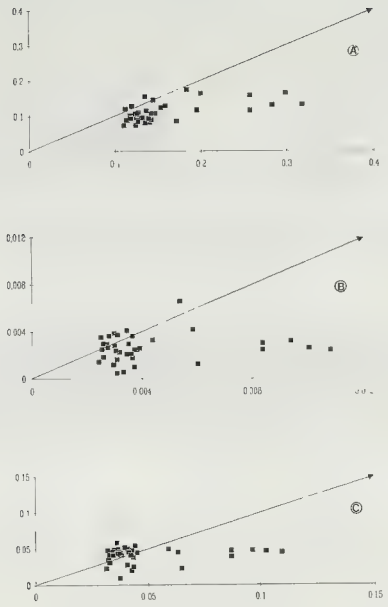


Figure 7 : Taux de matière organique dans les pseudofèces (y), fonction du taux de matière organique dans l'eau (x) ; A : matière organique, B : azote, C : carbone.

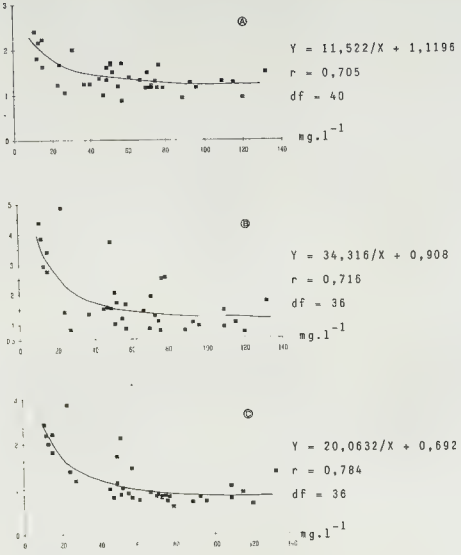


Figure 8 : Rapport du taux de matière organique dans l'eau sur le taux de matière organique dans les pseudoféces en fonction de la charge sestonique exprimée en mg.l-1 ; A : matière organique, B : azote, C : carbone.

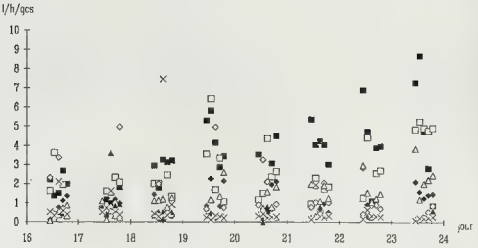


Figure 9 : Evolution du taux individuel de filtration des huîtres exprimé en l.h-1.gcs-1 pour 7 huîtres calculé quotidiennement toutes les 2 heures.

5. Variabilité individuelle de l'activité des huitres

En effectuant la somme des productions horaires de pseudoféces et de féces en matières minérales pour chaque huître et en les divisant par la teneur moyenne en seston minéral de la colonne d'eau, on obtient la quantité de litres d'eau nécessaires pour la biodéposition. Pour les substances minérales la biodéposition est égale à la consommation car l'assimilation de ces particules est nulle. Cette quantité de litres d'eau correspond au taux de filtration (fig. 9). Il apparait ainsi une très forte variabilité du taux de filtration, variabilité inter-huîtres et intra-huîtres. Ainsi certaines huîtres ne filtrent pratiquement pas pendant les 8 jours de l'expérience, d'autres présentent une filtration constante et d'autres ont une filtration qui augmente avec le temps parallèlement à la décroissance de la charge sestonique pendant le cycle mortes-eaux, vives-eaux.

DISCUSSION

Le taux de filtration moyen des huîtres calculé à partir du signal de turbidité est 3 fois plus faible que celui calculé avec le signal de fluorescence. Ceci est à mettre en relation avec le fait que l'optimum de taille de rétention de l'huître *Crassostrea gigas* est de 7,4 µm pour des eaux turbides. Une adaptation du filtre branchial améliore sa sélectivité dans des eaux peu turbides avec un optimum de taille de rétention qui s'abaisse à 5,6 µm (Deslous-Paoli et al., 1987). Par ailleurs, le spectre des particules en suspension à cette station montre une nette dominance des particules à cette période de l'année entre 1,9 µm et 5 µm (Héral, 1985). Pour cette gamme de taille de particules, l'efficacité de rétention de l'huître varie de 20 % à 50 % (Deslous-Paoli, 1985) ceci explique donc nettement la différence entre les deux estimations du taux de filtration.

Par ailleurs, la tendance nette de l'augmentation du taux moyen de filtration en mortes eaux période où la charge sestonique chute sensiblement en moyenne de 70 $mg.l^{-1}$ à 30 $mg.l^{-1}$ laisse penser à une inhibition partielle du taux de filtration pour les fortes charges sestoniques des cycles de vives eaux. En outre, l'huître ayant la possibilité de modifier son spectre de rétention, on peut penser qu'en mortes eaux, elle retient plus de particules de 5 m pour lesquelles le pourcentage de nanoplancton est important. L'analyse des résultats en continu des taux de filtration des 5 huîtres permet de montrer que les taux moyens de filtration oscillent entre 2 et 8 $l.h^{-1}.gcs^{-1}$ sans pouvoir déterminer si les fluctuations du taux de filtration sont liées à un comportement individuel d'une des 5 huîtres ou à une baisse simultanée des huîtres.

L'analyse des taux de filtration individuels calculés à partir des teneurs des biodépôts montre que les taux de filtration varient dans la même gamme de 0 à 8 $l.h^{-1}gcs^{-1}$ mais précise surtout que la filtration est très variable dans le temps pour une même huître et d'une huître à l'autre sans apparemment suivre de rythme ou de cycle en relation avec les paramètres physiques et biologiques de l'environnement. Les taux de filtration, décrits dans cette étude sont du même ordre de grandeur que ceux trouvés par Gerdes (1983) : 3,8 à 5,8

$l.h^{-1}gcs^{-1}$ et par Deslous-Paoli et al. (1987) : 4,7 $l.h^{-1}gcs^{-1}$. Cependant il apparait que contrairement aux études expérimentales qui souvent ne sélectionnent que les individus à forte activité physiologique, le comportement individuel des huîtres, dans un milieu à fort turbidité, est très variable induisant un taux de filtration in situ d'une population sensiblement plus bas que celui des huîtres les plus actives. Ce phénomène est à rapprocher des travaux de Askew (1978) qui, en étudiant la dynamique de population d'huître *Crassostrea gigas* identifie une tête de lot et une queue de lot représentant chacune 25 % de la population, il serait alors intéressant de coupler l'étude de l'activité physiologique avec la croissance rapide ou lente de ces animaux.

La matière particulaire consommée après avoir été une première fois sélectionnée par le filtre branchial principalement selon un critère de taille (Bayne et al., 1976) est soumise au tri des palpes labiaux qui produisent les pseudofèces permettant de réguler la quantité ingérée, mais aussi la qualité du bol alimentaire. Au-dessus d'une charge sestonique de l'eau de 4,6 $mg.l^{-1}$, *Crassostrea gigas* commence à rejeter des pseudoféces (Deslous-Paoli et al., sous presse). Ces mêmes auteurs trouvent, pour des charges sestoniques inférieures à 42 $mg.l^{-1}$ que les pseudoféces sont proportionnellement plus riches en carbohydrates et au contraire appauvris en protéines et lipides. Kiorboe et al. (1980) démontrent est capable de trier les cellules algales d'un mélange algue-argile de concentration inférieure à 50 $mg.l^{-1}$ avec un rejet de pseudofèces appauvri en chlorophylle et en carbone. De même Newell et Jordan (1983) avec une nourriture naturelle, pour des teneurs inférieures à 19 $mg.l^{-1}$ démontrent que *Crassostrea virginica* ingère préférentiellement la matière organique rejetant dans les pseudofèces des particules appauvries en chlorophylle, en azote et à un degré moindre en carbone. Nos résultats démontrent qu'il existe un tri certain de la matière organique, de sa fraction azotée et carbonée, mais ce tri est fonction de la charge sestonique. Ainsi pour des valeurs de seston de 10 - 15 $mg.l^{-1}$, le facteur de tri peut atteindre 2,5 pour la matière organique, 4 pour l'azote et 2 pour le carbone, valeur proche de celle de Kiorboe et al. (1980) pour la moule. Pour des valeurs de seston supérieures à 20 $mg.l^{-1}$, le tri s'estompe et disparait au-dessus de 40 $mg.l^{-1}$. On peut penser à un encombrement du filtre branchial et des palpes labiaux rendant progessivement inefficace les mécanismes en oeuvre dans le tri des particules.

La production de féces atteint une valeur moyenne de 22,2 $mg.h^{-1}.gcs^{-1}$. Cette teneur est sensiblement plus forte que celles trouvées dans la littérature. Ainsi Ito et Imai (1955) citent pour *Crassostrea gigas* une production de fèces de 1,25 $mg.h^{-1}gcs^{-1}$, pour Arakawa (1970) ces productions varient de 2 à 11,4 $mg.h^{-1}.gcs^{-1}$ pendant un cycle annuel, Kusuki (1977) dans une autre étude trouve sur un cycle annuel une production de fèces variant de 0,1 à 9 $mg.h^{-1}gcs^{-1}$. Deslous-Paoli (sous presse) trouve une production moyenne de 9 $mg.h^{-1}gcs^{-1}$ mais pouvant atteindre 17 $mg.h^{-1}gcs^{-1}$. Nos résultats élevés peuvent paraître surprenants car le schéma classique est le suivant : en dessous du seuil de production de pseudofèces, la production de fèces est directement proportionnelle à la quantité de nourriture disponible pour une qualité de nourriture constante. Au-dessus de cette concentration le tube digestif est plein et la production de fèces atteint un plateau constant (Deslous-Paoli, sous presse). Cependant plusieurs paramètres peuvent agir sur cette

production, le temps de fermeture de l'huître (voir discussion précédente pour le taux de filtration), la digestibilité du bol alimentaire et la vitesse de transit de la nourriture dans le tube digestif. Ainsi Lesbesnerais (1985) indique que pour l'huître *Crassostrea gigas*, en absence de nourriture, le temps de transit peut être supérieur à 24 heures. Avec une nourriture phytoplanctonique représentant une faible charge sestonique proche de 5 $mg.l^{-1}$, Le Gall (com. pers) trouve des temps de transit moyens de 4 heures. Dans notre expérience, les temps de transit mesurés par adjonction de phytoplancton cultivé (*Chaetoceros calcitrans* et *Isochrysis sp.*) varient entre 23 minutes et 2 h 19 avec un temps de transit moyen de 1 h 10 (mesure sur 17 huîtres). Il apparait ainsi que la vitesse de transit de la nourriture est directement reliée à la quantité de nourriture ingérée et que, en conséquence, la quantité de féces produite dépendra de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible.

En résumé, ce travail aura montré que dans un bassin estuarien soumis à de fortes charges sestoniques fluctuantes en fonction des courants et des origines des masses d'eau, le comportement de l'huître *Crassostrea gigas* est particulier. Le taux de filtration des huîtres est très variable en relation avec leur temps d'activité. La nourriture ingérée est triée par l'expulsion des pseudoféces moins riches en matière organique que ce soit azotée ou carbonée mais uniquement pour des charges sestoniques inférieures à 40 $mg.l^{-1}$. La production de féces est élevée lorsque les huîtres sont en activité en relation avec un temps de transit de la nourriture consommée très rapide.

BIBLIOGRAPHIE

Arakawa K.Y., 1970. Scatological studies of the Bivalvia (Mollusca). *Adv. mar. Biol.*, 8 : 307-436.

Askew C.G., 1978. A generalized growth and mortality model for assessing the economics of bivalve culture. *Aquaculture*, 14 : 91-104.

Bacher C., Héral M., Deslous-Paoli J.M., Razet D., 1990. Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* : sous presse.

Bayne B.L., Widdows J., Thompson J., 1976. Physiological integrations. In : Marine Mussels : their ecology and physiology. B.L. Bayne Ed., IBP n° 10, Cambridge Univ. Press : 261-291.

Béchemin C., Delmas D., Garet M.J., 1989. Improvement of Carbon Nitrogen elemental analyser for marine sample collected on glass fiber filter. *J. chromatogr.*, 469 : 399-402.

Deslous-Paoli J.M., 1985. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. Aquaculture, Shellfish Cultuve development and management. International Seminar in La Rochelle (France) Mars 1985. IFREMER edit. : 319-346.

Deslous-Paoli J.M. et Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.

Deslous-Paoli J.M., Héral M., Goulletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillé L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Océanis* 13, 4-5 : 575-579.

Deslous-Paoli J.M., Lannou A.M., Geairon P., Bougrier S., Héral M., 1990. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. *Hydrobiologia* (sous presse).

Foster-Smith R.L., 1975. The effects of concentration of suspension on the filtration rate and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22.

Fréchette M., Bourget E., 1987. Significance of small-scale spatio-tempioral heterogeneity in phytoplankton abundance for energy in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 94, 2 : 231-240.

Gerdes D., 1983. The pacific oyster Crassostrea gigas I : Feeding and behaviour of larvae and adults. *Aquaculture*, 31 : 195-219.

Gibbons J.D., 1985. Non parametric methods for quantitative analysis. Gibbons edit. 2ème edition American Science Press Inc. Columbus US : 94-99.

Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle, mars 1985. IFREMER edit. : 297-318.

Héral M., Deslous-Paoli J.M. et Sornin J.M., 1983a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, 9 (3) : 169-194.

Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthomé J.P. et Garnier J., 1983b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 46 (2) : 97-119.

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J. et Razet D., 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16 : 149-158.

Héral M., Razet D., Prou J. 1987. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuarienne de Marennes-Oléron pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître *Crassostrea gigas*. *Note au CIEM* Shellfish Comittee K : 34, 14 p.

Hildreth D.I., 1980. Bioseston production by *Mytilus edulis* and its effect in experimental systems. *Mar. Biol.*, 55 : 309-315.

Ito S., Imai T., 1955. Ecology of oyster bed. I. on the decline of productivity due to repeated cultures. *Tohoku J. agric. Res.*, 5 (4) : 9-10.

Kiorboe T., Mohlenberg F., Nohr O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia* 19 (2) : 193-205.

Kiorboe T., Mohlenberg F., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 5 : 291-296.

Kusuki Y., 1977. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds I. Production of faecal materials by the Japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 43 (2) : 163-166.

Kusuki Y., 1978. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. III. Sinking rates and distance of transport of the faeces of Japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44 (9) : 971-973.

Lund E.J., 1957. A quantitative study of clearance of a turbid medium and feeding by the oyster. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 4 (2) : 296-312.

Lebesnerais C., 1985. Etude de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas*. Thèse 3ème cycle, Université de Caen, 120 p.

Newell R.I.E., S.J. Jordan, 1983. Preferentiel ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13 : 47-53.

Prou J., Héral M., Razet D., 1989. Acquirring of continuous data on the particular matter of the estuarine bay of Marennes-Oleron during the spring planktonic bloom : effects of physical parameters on the resuspension of the water sediment interface. *Estuaries* (sous presse).

Tenore K.R. and Dunstan W.N., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21 : 190-195.

Tsuchiya M., 1980. Biodeposit production by the mussel Mytilus edulis L. on rocky shores. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 47 : 203-222.

Sornin J.M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.M., 1983. Effets des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. Moll. Stud.*, 12A : 185-197.

Aspects cytologiques particuliers et présence de lamelles annelées dans les cellules somatiques et germinales de mollusques bivalves.

par

Stephen BAGHDIGUIAN, Nardo VICENTE et Monique HENRY
Centre d'Etude des Ressources Animales Marines
Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme
13397 MARSEILLE Cédex 13

ABSTRACT :

Special cytologic aspects and presence of annulate lamellae in somatic and germinal cells of bivalve molluscs.

An ultrastructural study of the digestive gland of starved Ruditapes decussatus and of reproductive gland of Pinna nobilis under natural conditions has shown the presence of annulate lamellae in the cytoplasm of the somatic and germinal cells of these bivalve molluscs. This special structures seems play a particular role during the phenomenons of cellular involution (Ruditapes decussatus) and synthesis in the case of germinal cells undergoing differenciation (Pinna nobilis).

KEY WORDS : Bivalves Molluscs - Somatic cells - Germinal cells - Ultrastructure - Annulate lamellae.

RESUME :

Une étude ultrastructurale de la glande digestive de Ruditapes decussatus soumise à un jeûne expérimental prolongé et de la glande reproductrice de Pinna nobilis récoltée dans le milieu naturel a révélé la présence de lamelles annelées dans les cellules somatiques et germinales de ces deux mollusques bivalves.
Par ailleurs, des accolements ergastoplasmiques dégranulés ont été observés dans les cellules sécrétrices de la glande digestive de Ruditapes decussatus en état de stress nutritionnel.
Ces infrastructures semblent jouer un rôle particulier aussi bien dans les phénomènes d'involution cellulaire observés chez Ruditapes decussatus à la suite d'un jeûne prolongé que de synthèse dans le cas de cellules germinales en voie de différenciation (Pinna nobilis).

MOTS CLEFS : Mollusques Bivalves - Cellules somatiques - Cellules germinales - Ultrastructure - Lamelles annelées.

INTRODUCTION :

Des observations ultrastructurales effectuées dans les cellules de la glande digestive de Ruditapes decussatus et dans les cellules de la glande reproductrice de Pinna nobilis, révèlent la présence de lamelles annelées dans les cellules somatiques et germinales de ces deux mollusques bivalves.

De telles infrastructures ont déjà été observées dans de nombreuses catégories cellulaires et leur apparition est souvent liée à des conditions physiologiques très différentes.
Elles ont été assimilées à des fragments de l'enveloppe nucléaire lorsqu'elles apparaissent à l'intérieur du noyau au moment de la restauration du nucléole après la mitose (Maul 1970). En outre, l'existence de relations très étroites entre les lamelles annelées cytoplasmiques et l'appareil de Golgi (Maul, 1970), ainsi qu'avec l'ergastoplasme (Hruban et coll. 1965) permettent de penser que ces cytomembranes ont aussi un rôle de soutien lors d'une hyperactivité golgienne ou ergastoplasmique.
Enfin, les associations qui existent entre les lamelles annelées et le système mitochondrial dans les adénomes de la parathyroïde chez l'homme suggèrent une contribution possible de celles-ci dans la genèse des mitochondries (Boquist 1970, 1980). L'interprétation du rôle que jouent les lamelles annelées dans la cellule est donc particulièrement délicate.

Nos observations ont été effectuées sur des animaux en expérimentation soumis à un jeûne prolongé à la température de 26°C (Ruditapes decussatus), ainsi que sur d'autres bivalves prélevés dans le milieu naturel au moment de la reproduction (Pinna nobilis).

Matériel et méthodes :

1. Les espèces :

1.1 La palourde : Ruditapes decussatus L.

Ce mollusque bivalve vit en zone côtière, dans les sédiments meubles de l'infralittoral en zone de balancement des marées. Il se rencontre aussi bien dans des endroits toujours submergés (Méditerranée) qu'en zone exondée (Côte atlantique).
Les animaux en provenance de l'étang de Thau (Languedoc Roussillon) font l'objet d'une expérimentation au laboratoire dans des conditions de température et de nutrition variables.
Les effets de la température (10°C et 26°C) et du jeûne sont étudiés sur l'ultrastructure de la glande digestive d'animaux nourris ainsi que sur la physiologie et le métabolisme énergétique (Henry 1987, Baghdiguian 1989).

1.2 La grande nacre de Méditerranée : Pinna nobilis L.

Cette grande espèce de lamellibranche est menacée de disparition. En certains secteurs, quelques populations vieillissantes persistent, comme au Parc national de Port-Cros (Vicente et coll., 1980). Le recrutement des juvéniles se fait mal. Une étude des phénomènes reproducteurs est en cours, la gonade faisant l'objet d'observations histologiques et cytologiques.

2. Techniques utilisées :

2.1 Maintenance.

En ce qui concerne Ruditapes decussatus, le jeûne expérimental prolongé à 26°C a été réalisé selon la technique décrite par Baghdiguian (1989).

Les nacres quant à elles, proviennent directement du milieu naturel (Parc national de Port-Cros).

2.2 Techniques de préparation des échantillons en vue de leur observation au microscope électronique.

2.2.1 De la fixation à l'inclusion.

Les animaux sont préfixés pendant quelques minutes, par une perfusion intravalvaire douce, à l'aide d'une seringue. Le fixateur utilisé est une solution de glutaraldéhyde à 2 % (solution mère du commerce TAAB à 25 %) en tampon phosphate selon Sorensen (0,1 M final, PH 7,4 à + 4°C) additionnée de NaCl à 3 % selon la technique de Moore et Lowe (1977).

Trois fragments de glande digestive sont alors prélevés et instantanément immergés dans du fixateur frais, une heure à + 4°C. Ils sont ensuite lavés en tampon phosphate-saccharose (0,33 M ; 1 vol./3 vol.) pendant 10 mn à + 4°C. Une post-fixation est ensuite réalisée pendant 30 mn à 4°C dans une solution aqueuse à 2 % de tétroxyde d'osmium (Merck) en tampon phosphate Sorensen 0,1 M. Elle est suivie d'un lavage de 10 mn à + 4°C en tampon phosphate-saccharose et d'une déshydratation dans l'éthanol 30°C pendant 5 mn, 70° pendant 10 mn, 95° pendant 15 mn et 100° pendant 20 mn. Les fragments sont ensuite immergés dans de l'oxyde de propylène à température ambiante durant 30 mn. Une imprégnation suit, dans un mélange volume à volume d'oxyde de propylène et d'Epon fabriqué selon la technique de Luft (1961). Elle dure une heure à 37°C. Les fragments sont ensuite replacés en Epon une heure à 37°C puis inclus dans de l'Epon neuf dans des moules en plastique. La polymérisation finale des blocs s'effectue en étuve sèche à 60°C pendant 12 à 24 heures.

2.2.2 Coupes, colorations, contrastes.

Les coupes sont effectuées à l'aide d'un ultramicrotome LKB (Ultratome V) avec des couteaux de verre pour les coupes semi-fines et un couteau de diamant "Diatome" pour les coupes ultra-fines. Elles sont recueillies sur des grilles en cuivre "Mesh 200" nues pour les observations courantes au microscope électronique en transmission. Les coupes ultra-fines sont ensuite contrastées par l'acétate d'uranyle selon Watson (1958) pendant 20 mn, en boîte humide à température ambiante, puis par le citrate de plomb selon Reynolds (1963) pendant 10 mn, en enceinte sèche. L'examen des coupes est effectué sur un microscope électronique en transmission Philips EM400T.

Résultats :

1. Accolements ergastoplasmiques dégranulés et lamelles annelées dans les cellules de la glande digestive de Ruditapes decussatus :

Les lamelles annelées sont des empilements lamellaires qui se situent fréquemment au voisinage du noyau (Pl. I, fig. 1 et 2) ; ils sont le plus souvent en continuité avec l'ergastoplasme et l'enveloppe nucléaire et parfois à proximité de l'appareil de Golgi (Pl. I, fig. 1 et 2).

Par ailleurs, dans les cellules sécrétrices de la glande digestive (Pl. I, fig. 3 et 4 ; Pl. II, fig. 1, 2 et 5) nous observons des accolements de citernes présentant une morphologie assez proche de celles des lamelles annelées. Les cellules sécrétrices présentent alors des citernes ergastoplasmiques très dilatées (Pl. II) et un appareil de Golgi souvent altéré (Pl. II, fig. 1 et 3).

Dans ce cas deux à trois lamelles d'ergastoplasme s'accolent et les membranes des citernes adjacentes sont dégranulées. Le hyaloplasme intercisternal est densifié.

Ces lamelles ergastoplasmiques dégranulées sont observées dans diverses régions du cytoplasme (Pl. II, fig. 2 et 4) et notamment en continuité avec l'enveloppe nucléaire (Pl. II, fig. 1 et 5).

2. Présence de lamelles annelées dans les cellules germinales de Pinna nobilis :

Au cours de la spermatogénèse les lamelles annelées apparaissent dès le stade spermatogonie (Pl. III, fig. 1 et 2). Des variations morphologiques importantes sont cependant observées au niveau de ces cytomembranes suivant qu'elles se trouvent dans les spermatogonies, les spermatocytes ou les spermatides.

C'est ainsi qu'elles se présentent sous forme de paire de doubles membranes percées de pores à intervalles réguliers dans les spermatogonies (Pl. III, fig. 1 et 2) alors qu'elles sont le plus souvent constituées par des lamelles isolées dans le cytoplasme, au stade spermatocyte (Pl. III, fig. 4 et 5). Enfin, ces infrastructures sont encore présentes mais réduites dans des cellules au stade spermatides contenant des vacuoles d'autophagie à figures en dégénérescences myéliniques (Pl. III, fig. 7 et 8).

Discussion :

L'apparition des lamelles annelées et des accolements ergastoplasmiques dégranulés dans les cellules de la glande digestive de Ruditapes decussatus semble être étroitement liée aux modifications de l'ergastoplasme et du Golgi de ces cellules après un jeûne expérimental prolongé à la température de 26°C.

Dans ces conditions de stress physiologique, les accolements ergastoplasmiques dégranulés pourraient représenter des phénomènes de fuites de protéines ribosomales,

qui s'accumulent tout d'abord dans le hyaloplasme intercisternal, pour se retrouver finalement sous forme d'agrégats dans le cytoplasme (Henry 1987, Baghdiguian 1989).

Ces observations doivent être mises en relation avec les expériences de Kessel (1981) sur les spermatocytes de la drosophile et Kessel (1983) sur les oocytes d'Acmea digitalis (mollusque gastéropode). Dans les deux cas en effet, il semblerait que les lamelles annelées jouent un rôle important dans l'initiation et l'assemblage des ribosomes en polyribosomes fonctionnels. C'est ainsi que dans les oocytes d'Acmea digitalis après la vitellogenèse, le nombre de polyribosomes additionnels ainsi obtenus, entre pour une part conséquente dans la synthèse finale des nombreuses gouttelettes lipidiques présentes dans l'ooplasme des oocytes en pleine phase de croissance. Les lamelles annelées pourraient donc constituer dans le cas présent, une voie de relais qui compense les déficiences ergastoplasmiques entraînées par un jeûne prolongé à la température de 26°C.

D'autre part, le fait qu'elles augmentent en nombre au cours du jeûne chez le rat (Kitagawa et Ono 1986, Kitagawa et coll. 1986, Sohma et coll. 1985 : Lechêne de la Porte 1973) alors qu'elles sont dans des conditions normales généralement associées à des cellules en pleine phase de croissance semble confirmer cette hypothèse.

En outre, nous n'avons jamais observé de lamelles annelées dans les cellules de la glande digestive, lorsque les animaux sont en métabolisme de routine à 18°C. Leur apparition durant le fonctionnement non régulé de l'organisme pourrait donc avoir la signification d'un "accomodat cellulaire" ou "cytoécophénotype", au même titre qu'à un autre niveau catégoriel, ce sont par exemple les conditions du milieu qui déterminent de façon réversible la forme de certains organismes (écomorphose).

Par ailleurs la présence de lamelles annelées et l'observation de leur modification morphologique au cours de la spermatogénèse chez Pinna nobilis, suggèrent que ces ultrastructures sont de nature transitoire et représentent des initiateurs dans l'élaboration de certains organites.

Ces lamelles annelées constituées par des paires de double membranes percées de pores à intervalles réguliers sont organisées en ensembles parallèles (Swift 1956). Il semblerait que ce soit sous cette forme qu'elles assurent leur rôle d'organisateur cellulaire au cours de la différenciation de la lignée germinale mâle chez Pinna nobilis.

En outre, leur structure est comparable à celle de la membrane nucléaire (Kessel 1968, 1973). D'un point de vue fonctionnel, les pores des lamelles annelées pourraient donc être impliqués dans l'assemblage des éléments produits par les gènes, et plus particulièrement encore, dans l'organisation des sous-unités ribosomales en polyribosomes fonctionnels (Kessel 1981). Dans cette hypothèse, elles auraient une fonction identique à celle habituellement attribuée aux pores de l'enveloppe nucléaire.

Ces organites membranaires ont aussi des actions différentes suivant qu'ils se trouvent à l'intérieur du noyau ou dans le cytoplasme. C'est ainsi que l'incorporation de thymidine tritiée dans les lamelles annelées intranucléaires de zygotes de lapin suggère qu'elles pourraient avoir un rôle dans l'initiation et la replication du DNA (Maul et Cross, 1974).

Dans les cellules du pancréas exocrine, elles interviendraient de plus dans le transfert de matériel par migration à partir de la région nucléaire vers le cytoplasme. La continuité avec l'ergastoplasme semble d'ailleurs confirmer leur rôle dans le transport de protéines déjà synthétisées (Lechêne de la Porte 1973). Cela doit être le cas dans les cellules sécrétrices et digestives de la glande digestive de Ruditapes decussatus.

L'origine des lamelles annelées dans diverses catégories cellulaires a été discutée par de nombreux auteurs (in Kessel, 1973, 1983), cependant la description des relations existant entre les lamelles annelées et certains autres organites cellulaires (nucléole, ergastoplasme) dans les cellules sécrétrices du pancréas exocrine, a conduit à quatre grandes hypothèses sur leur origine possible. Elles dériveraient soit de la membrane nucléaire (Swift, 1956; Ross, 1962 ; Gross, 1966), soit de l'ergastoplasme (Hruban et coll., 1965 ; Marshall et coll., 1967) ou encore de l'une et l'autre selon Elliott et Arhelger (1966), Boquist (1970, 1980) et Lechêne de la Porte (1973). Enfin, Maul (1970) considère que la transformation des dictyosomes ou d'une partie de leurs citernes pourrait aussi aboutir à la formation de lamelles annelées ou d'un ergastoplasme à pores spécialisés. Cette hypothèse serait confirmée selon lui, par le fait que les dictyosomes de cellules à forte activité mitotique (mélanomes humains) montrent des fenestrations régulières d'une ou plusieurs citernes et que les formes dérivées obtenues possèdent des pores dont l'organisation et le diamètre, sont approximativement les mêmes que les pores de lamelles annelées.

En l'état actuel des connaissances et au vu des micrographies électroniques effectuées chez deux espèces de mollusque lamellibranche, on peut penser que aussi bien dans les cellules somatiques (Ruditapes decussatus) que dans les cellules germinales (Pinna nobilis), les lamelles annelées observées ont pour origine la membrane nucléaire.

Dans chaque type cellulaire elles semblent voir un rôle bien spécifique (reconstitution de l'ergastoplasme, assemblage du matériel d'origine nucléaire). Toutefois, ce rôle est généralement transitoire et ses conséquences cytophysiologiques restent à démontrer.

BIBLIOGRAPHIE

BAGHDIGUIAN S., 1989. Influence de la température et des conditions trophiques sur la physiologie de Ruditapes decussatus L. (Mollusque Lamellibranche). Proposition d'un nouveau modèle conceptuel de croissance. Thèse de Doctorat en Sciences. 283 pp.

BOQUIST L., 1970. Annulate lamellae in the human parathyroid adenoma. Virschows Arch. (Cell-Pathol.) 6 : 234-246.

BOQUIST L., 1980. On the relation ship between annulate lamellae and mitochondria in human parathyroid adenomas. Z. Mikrosk. Anat. Forsch (Leipzig) 94 : 241-249.

ELLIOTT L. et ARHELGER R.B., 1966. Fine structure of parathyroid adenomas. Arch. Pathol. 81 : 200-212.

GROSS B.G., 1966. Annulate lamellae in the oscillary apocrine glands of adult man. J. Ultrastruc. Res. 14 : 64-73.

HENRY M., 1987. La glande digestive de la palourde méditerranéenne Ruditapes decussatus L. Recherches ultrastructurales, cytochimiques, écophysiologiques et écotoxicologiques. Thèse de Doctoral d'Etat, Université d'Aix-Marseille III. 439 p.

HRUBAN Z., SWIFT H. et SLISERS A. 1965. Effect of azaserine on the fine structure of the liver and pancreatic acinar cells. Cancer Res. 25 : 708-724.

KESSEL R.G. 1968. Fine structure of annulate lamellae. J. Cell Biol. 36 : 658-663.

KESSEL R.G. 1973. In DANIELLI J.F., ROSENBERG M.D. et CADENHEAD D.A. (Eds). Progress in surface and membrane science. Academic Press, New-York, 6 : 243-329.

KESSEL R.G. 1981. Origin, differenciation and possible functional role of annulate lamellae during spermatogenesis in Drosophila melanogaster. Jour. of Ultrastruc. Res. 75 : 72-90.

KESSEL R.G. 1983. The structure and fonction of annulate lamellae : porous cytoplasmic and intranuclear membranes. International Review of Cytology, 82 : 181-303.

KITAGAWA T. et ONO K. 1986. Ultrastructure of pancreatic exocrin cells of the rat during starvation. Histol. Histopathol. 1 : 49-57.

KITAGAWA T., SOHMA M., SATOH Y. 1986. Annulate lamellae of the pancreatic exocrine cells in starved rats. Virchows Arch. (Cell Pathol.) 51 : 277-283.

LECHENE DE LA PORTE P. 1973. Description des structures analogues aux annulate lamellae dans les cellules du pancréas exocrine de l'homme et du rat, normaux ou pathologiques. C. R. Acad. Sci. 276 : 2549-2552.

LUFT J.H. 1961. Improvement in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. and Biochem. Cytol. 9 : 409-414.

MARSHALL R.B., ROBERTS D.K. et TURNER R.A. 1967. Adenomas of the human parathyroid light and electron microscopie study following selenium 75 methionine. Scan. Cancer Philadelphia, 20 : 512-524.

MAUL G.G., 1970. On the relationship between the Golgi apparatus and annulate lamellae. J. Ultrastruc. Res. 30 : 368-384.

MAUL G.G. et GROSS P.C., 1974. Thymidine incorporation by the annulate lamellae of rabbit zygotes. J. Ultrastruc. Res 47 : 115-124.

MOORE M.N., LOWE D.M. et MOORE S.L., 1977. Induction of lysosomal destabilization in marine bivalve molluscs exposed to air. Marine Biol. Letters, 1 : 47-57.

REYNOLDS E.S., 1963. The use of lead citrate at high PH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell. Biol. 17 : 208-212.

ROSS M.H., 1962. Annulate lamellae in the adrenal cortex of the fetal rat. J. Ultrastruc. Res. 7 : 373-382.

SOHMA M., OOMORI T., KITAGAWA T., 1985. Annulate lamellae of the jejunal absorptive cells in 21 days starved rats. Acta Histochem. 77 : 101-106.

SWIFT H., 1956. The fine structure of annulate lamellae. J. Biophys. Biochem. Cytol. 2 : 414-418.

VICENTE N., MORETEAU J.C., ESCOUBET P. 1980. Etude de l'évolution d'une population de Pinna nobilis L. (Mollusque Eulamellibranche) au large de l'anse de la Palud. Mém. Parc national de Port-Cros, 6 : 39-67.

WATSON M.L., 1958. Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4 : 475-485.

Légendes des planches.
L'échelle représente 1 µm.

PLANCHE I

Lamelles annelées et accolements ergastoplasmiques dégranulés dans les cellules digestives et sécrétrices au 45ème jour de jeûne à 26°C.

Figure 1 : La cellule sécrétrice (CS) présente à proximité du noyau (N) des altérations importantes de l'appareil de Golgi (G) auxquelles sont associées des structures de type lamelles annelées (LA,).

Figure 2 : La cellule digestive (CD) présente des structures de type lamelles annelées (LA) en relation avec l'enveloppe du noyau (N) et en continuité avec l'ergastoplasme (Er). M = Mitochondrie.

Figures 3 et 4 : Les cellules sécrétrices (CS) et digestives (CD) présentent des accolements de citernes ergastoplasmiques (Er) avec densification intercisternale (-->).

PLANCHE I

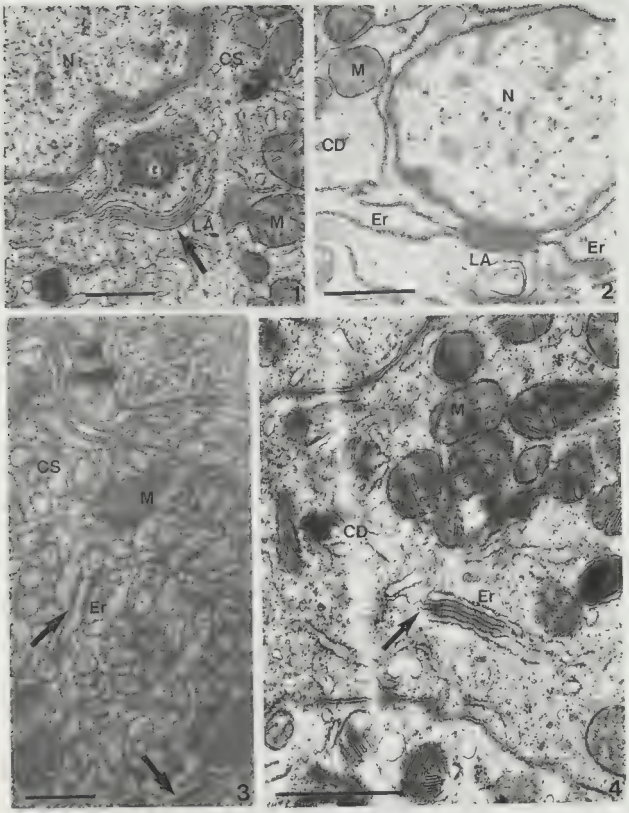


PLANCHE II

Accolements ergastoplasmiques dégranulés dans les cellules sécrétrices à partir du 45ème jour de jeûne à 26°C.

Figure 1 : Densification intercisternale (-->) à proximité du noyau (N) d'une cellule sécrétrice dont le Golgi (G) est altéré et l'ergastoplasme (Er) dilaté.

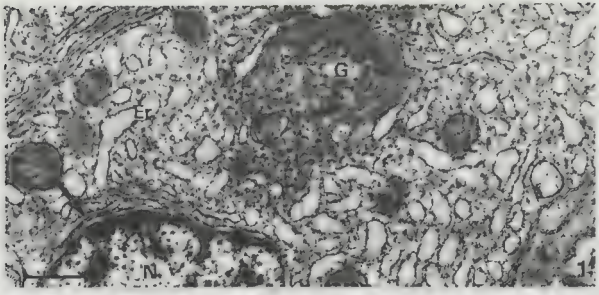
Figure 2 : Notez la dégranulation (-->) de lamelles accolées situées en région basale d'une cellule sécrétrice.

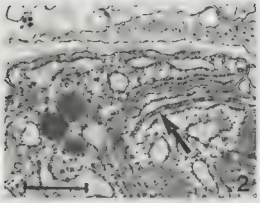
Figure 3 : Appareil de Golgi (G) totalement altéré dans la cellule sécrétrice.

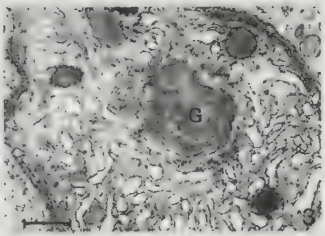
Figure 4 : Agrégats de particules denses aux électrons (-->) dans le cytoplasme d'une cellule sécrétrice qui présente un ergastoplasme (Er) très développé.

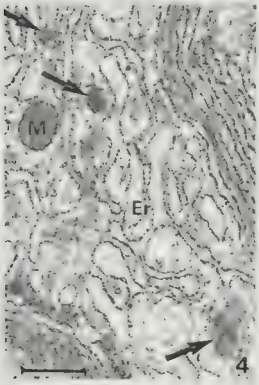
Figure 5 : Abondance des accolements ergastoplasmiques à proximité du noyau polylobé (N) d'une cellule sécrétrice.

PLANCHE II









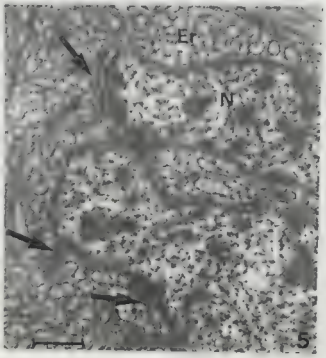


PLANCHE III

Présence de lamelles annelées dans les cellules de la glande reproductrice de Pinna nobilis au cours de la spermatogenèse.

Figure 1 : Des spermatocytes (Spc) contenant de nombreux globules lipidiques (L) entourent une spermatogonie (Spg) ; celle-ci possède un noyau (N) qui présente un volumineux nucléole (nu) ; le cytoplasme contient quelques mitochondries et des lamelles annelées (LA) dans différents plans de coupes ( ).

Figure 2 : Spermatogonie (Spg) dont le cytoplasme présente des mitochondries (M), de nombreux ribosomes (r) et des lamelles annelées (LA). En continuité avec cette spermatogonie, un spermatocyte (Spc) montre un cytoplasme très riche en glycogène (gl) et en lipides (L).

Figure 3 : Spermatocyte (Spc) dont le noyau (N) présente une membrane avec des pores nucléaires bien visibles (flèche). Le cytoplasme contient de nombreuses gouttelettes lipidiques (L) et du glycogène (gl).

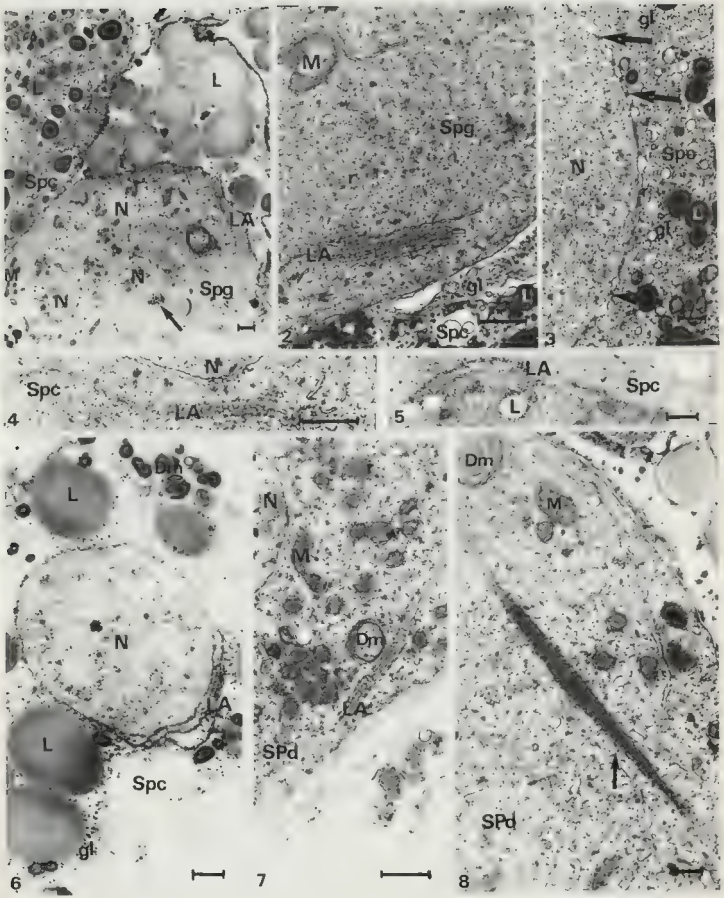
Figures 4 et 5 : Spermatocytes contenant des lamelles annelées (LA) et des globules lipidiques (L).

Figure 6 : Spermatocyte qui présente en continuité avec la membrane nucléaire des structures de type lamelles annelées (LA). Le cytoplasme contient en outre des dégénérescences myéliniques (Dm) et de nombreuses gouttelettes lipidiques (L).

Figure 7 : Spermatide jeune (Spd) qui présente en continuité avec les lamelles annelées (LA) de nombreuses dégénérescences myéliniques (Dm). Son cytoplasme contient en outre des mitochondries dégradées (M) et des accumulations de ribosomes (r).

Figure 8 : Spermatide jeune (Spd) dont le cytoplasme contient un flagelle (flèche),, des dégénérescences

PLANCHE III



BIVALVES DES SOURCES HYDROTHERMALES PROFONDES ET DES ZONES DE SUBDUCTION. ANALYSE ELEMENTAIRE A L'ECHELLE SUBCELLULAIRE.

par

Colette CHASSARD-BOUCHAUD, Michelle HUBERT, Olivier BLANCHARD.

Laboratoire de Biologie et Physiologie des Organismes marins, Université Pierre et Marie Curie, 4 place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05

Centre de Microanalyse appliquée à la Biologie du CNRS, Laboratoire de Biophysique de la Faculté de Médecine, 6 rue du Général Sarrail, 94000 Créteil, France.

ABSTRACT: BIVALVES OF THE DEEP SEA HYDROTHERMAL VENTS AND SUBDUCTION ZONES. ELEMENTAL ANALYSIS AT THE SUBCELLULAR LEVEL.

Microanalytical methods including X ray spectrometry and secondary ion emission spectrometry, were used to detect in Bathymodiolus thermophilus, Calyptogena phaseoliformis and C.magnifica the following elements: S, Al, Si, Fe, Ni, Sn, Ba, Pb, Tl, Zn, Cr, Ag, Cs, Hg and Co. These elements were detected within the gill which is the main organ of uptake and exchange with the environment. They were also detected in the chimiosynthetic bacteria of the bacteriocytes. The target organelle was shown to be the lysosome where the elements were concentrated under an unsoluble form.

A comparison of the elemental composition of these Bivalves, with the elemental composition of the environment: fluids, sediments and minerals, exhibits noteworthy concordant results. Thereby, these organisms can be proposed as biological indicators of the geochemical events associated with the deep sea hydrothermal vents and subduction zones.

Key words: Bathymodiolus thermophilus, Calyptogena phaseoliformis, C.magnifica, sulfur, trace and heavy metals, microanalysis, lysosome.

RESUME

L'utilisation conjointe des méthodes microanalytiques par spectrométrie de rayons X et par émission ionique secondaire, a permis de détecter chez Bathymodiolus thermophilus, Calyptogena phaseoliformis et C.magnifica les éléments suivants: S, Al, Si, Fe, Ni, Sn, Ba, Pb, Tl, Zn, Cr, Ag, Cs, Hg et Co. Ces éléments sont détectés dans la branchie qui est le principal organe de nutrition et d'échange avec le milieu. Ils sont aussi détectés dans les bactéries chimiosynthetiques. L'organite cible de concentration est le lysosome où les éléments sont stockés et insolubilisés.

La comparaison de la composition élémentaire de ces Bivalves, avec celle du milieu environnant: fluides, sédiments et minéraux formés, montre une concordance remarquable: ces organismes sont proposés comme indicateurs biologiques des phénomènes géochimiques de ces zones profondes d'activité géologique intense.

Mots clés: Bathymodiolus thermophilus, Calyptogena phaseoliformis, C.magnifica, soufre, métaux lourds, métaux traces, microanalyse, lysosome.

INTRODUCTION.

La découverte des communautés benthiques associées aux manifestations hydrothermales sous- marines est récente puisqu'elle remonte à 1976 et peut être considérée comme une des plus grandes découvertes de cette dernière décade. En effet,à des profondeurs allant de 3000 à 6000 mètres, des communautés animales aussi abondantes que localisées, ont été mises en évidence (1)Parmi les groupes zoologiques les mieux représentés, figurent des Pogonophores, des Annélides, des Crustacés Décapodes et des Mollusques Bivalves.La plupart des espèces sont nouvelles.
Pour expliquer une telle luxuriance animale,à des profondeurs où la faune est habituellement très pauvre,de nombreuses hypothèses ont été proposées,comme celle de la création de courants latéraux,qui draineraient et concentreraient les particules nutritives (en provenance de la production pélagique de surface et déposées uniformément sur les grands fonds), par les fluides chauds sortant des fissures. Cependant, les ressources trophiques disponibles pour ces Invertébrés, semblent constituées uniquement de bactéries en forte concentration dans le milieu ambiant, ou associées aux organismes au niveau du tégument ou à l'intérieur de certains tissus tels que les branchies. Des preuves du métabolisme chémoautotrophe de certaines bactéries,ont été apportées par de nombreux auteurs et l'ensemble de ces observations a conduit à décrire ces écosystèmes comme étant totalement indépendants de l'énergie solaire. On trouvera dans un travail récent (2) , les principales références bibliographiques relatives à ces données.

Jusqu'à une période récente,on ne disposait d'aucuns renseignements concernant les rapports existants entre les organismes et les importantes concentrations métalliques caractéristiques de cet environnement hydrothermal.Les questions qui se posent sont nombreuses:

1) les espèces peuvent-elles capter, bioaccumuler,puis excréter les minéraux,le plus souvent toxiques, présents dans le milieu et par quel mécanisme ?

2) les bactéries symbiotiques intracellulaires jouent-elles un rôle dans le métabolisme de ces éléments?

3) ces bioaccumulations reflètent - elles la composition du milieu environnant ? et dans ce cas pourraient-elles révéler la présence de certains composants inorganiques non détectés dans les sédiments metallifères et dans les apports minéraux véhiculés par les fluides ?

Telles sont les questions auxquelles nous tenterons de répondre en choisissant comme modèles d'études des Mollusques Bivalves qui ont été l'objet de nombreuses investigations, tant au point de vue de leurs adaptations physiologiques et structurales, liées à la nutrition (3 et 4) qu'au point de vue de leur composition élémentaire (5 et 6).En outre un colloque récent consacré à la Biologie et à l'Ecologie des sources hydrothermales (7) a démontré l'intérêt général suscité par ces organismes.

MATERIEL et METHODES

Les Mollusques Bivalves figurent parmi les organismes prédominants des peuplements des zones d'accrétion et de subduction,associés aux fluides riches en composés sulfurés, méthane et divers métaux produits géothermiquement. Ces Bivalves appartiennent essentiellement aux familles des Mytilidae (Bathymodiolus thermophilus) et des Vesicomyidae (Calyptogena phaseoliformis et C.magnifica). Par leur biomasses et par leur activité de pompage et de bioaccumulation, ces organismes ont un rôle déterminant dans les mécanismes de recyclage de la matière organique et inorganique de ces sites.

Les travaux sont effectués depuis 1982 sur le matériel des campagnes américaines (OASIS, 1982) et françaises (BIOCYATHERM,1982; BIOCYARISE, 1984; KEIKO,1985).

Bathymodiolus thermophilus provient des zones hydrothermales profondes de la Dorsale du Pacifique oriental.Cette espèce présente un tube digestif fonctionnel et une branchie très développée.Calyptogena magnifica est récoltée dans les mêmes sites; chez cette espèce, la branchie est l'organe essentiel d'échanges trophiques avec le milieu extérieur.

Calyptogena phaseoliformis provient des zones de subduction situées au large du Japon. Chez cette espèce,le tube digestif n'est pas fonc-

tionnel et c'est la branchie qui est l'organe prédominant dans les processus d'échanges avec le milieu extérieur.L'ensemble de ce matériel a été récolté par A.Fiala- Médioni lors des différentes expéditions. Nous nous sommes intéressés plus particulièrement à la branchie de ces espèces .

Préparation des échantillons:

Les branchies sont fixées au glutaraldehyde (concentration finale de 3%). Elles subissent ensuite un rincage dans un tampon cacodylate 0,4 M à pH 7,8. Après deshydratation et passage dans l'oxyde de propylène, on effectue une inclusion dans l'epon, puis des coupes semi-fines et ultra-fines.Les coupes destinées à la microscopie electronique sont contrastées , celles destinées à la microanalyse ne le sont pas.

Méthodes de microanalyse:

Les méthodes de microscopie analytique utilisées sont la spectrométrie de masse par émission ionique secondaire (microscope ionique) à l'échelle cellulaire et la spectrométrie des rayons X, à l'échelle subcellulaire.

Spectrométrie de masse par émission ionique secondaire.

L'analyseur ionique SMI 300 (Cameca) est équipé d'un déflecteur electrostatique.Les conditions d'analyse sont les suivantes: bombardement par un faisceau d'ions primaires (O_2^+) pour l'étude des ions secondaires positifs et négatifs; diaphragme de contraste de la lentille à immersion: 200 µm; résolution sur l'image: 1 µm environ; résolution en masse : 300 sur image; champ observé de 250 µm de diamètre; champ de mesure: 60 µm de diamètre; tension objet: 4,5 kV.

Spectrométrie des rayons X.

La microsonde CAMECA MBX est du type CAMEBAX à spectromètres dispersifs en longueur d'onde. L'appareil est équipé de cristaux PET,LIF,TAP et O.D.P.B. et couplé à un microscope électronique à transmission. Les conditions d'analyse sont les suivantes: tension d'accélération de 45 kV, courant d'échantillon de 150 nA et diamètre de sonde de 500 nm environ. Les mêmes coupes ultrafines qui sont analysées au CAMEBAX,sont aussi observées et photographiées au microscope electronique à transmission PHILIPS EM 300.

RESULTATS

Les différentes espèces précitées ont été analysées à l'échelle cellulaire et subcellulaire pour déterminer la composition élémentaire de deux organes : la glande digestive et la branchie.

Pour illustrer notre exposé nous avons choisi de présenter les résultats relatifs à la branchie de Calyptogena magnifica.La figure 1 permet de comprendre la structure d'une lamelle branchiale: les filaments sont constitués de deux rangées de cellules epithéliales(remplies de bactéries) appelées bacteriocytes; ces cellules renferment de larges vacuoles contenant de nombreuses inclusions dont nous avons déterminé la composition par microanalyse.

Microanalyse par émission ionique secondaire.

Les spectres obtenus sur l'epithélium branchial,au niveau des bacteriocytes, montrent la présence d'un certain nombre d'éléments. Les spectres en ions positifs (basse résolution en masse complétée par la haute résolution en masse pour distinguer les ions polyatomiques des ions monoatomiques) , permettent de détecter notamment: fer,aluminium,silicium, manganèse,étain,cadmium,plomb,chrome,argent,baryum,cuivre,titane,strontium et des lanthanides comme le lanthane et le thulium. Les spectres obtenus en ions négatifs révèlent la présence de soufre et d'halogène comme le fluor.

Les images ioniques permettent d'obtenir la cartographie des éléments présents dans une coupe de tissu, comme le montrent les figures 2 et 3 obtenues sur la même coupe de branchie de Calyptogena magnifica . La figure 2 permet de reconnaître la topographie de la coupe: filaments branchiaux avec les bacteriocytes contenant de grandes vacuoles.La figure 3 montre de larges plages blanches qui représentent la localisation précise du soufre à l'intérieur des vacuoles des bactériocytes.

Microanalyse par spectrométrie des rayons X.

Cette étude est réalisée sur des coupes ultrafines de filament branchial : la figure 4 permet d'en déterminer l'ultrastructure.On reconnait la zone apicale formée de cellules ciliées. Faisant suite à cette zone,se trouvent les bactériocytes dont nous avons analysé les différents organites . Les sites électifs de bioaccumulation d'éléments minéraux sont les bactéries,les grandes vacuoles et les lysosomes.

Le tableau 1 présente les résultats relatifs aux éléments détectés dans les trois espèces de Bivalves Bathymodiolus thermophilus,Calyptogena

phaseoliformis et C.magnifica , au niveau des lysosomes.Chez cette dernière espèce , on a pu mettre en évidence la présence de soufre, aluminium, silicium, fer, étain,baryum, plomb, chrome, argent, césium, mercure et cobalt.Il est à noter que certains de ces composés sont plus ou moins toxiques tels que l'étain,le plomb,le chrome et le mercure. Ils sont piégés par les lysosomes dans lesquels ils sont généralement insolubilisés sous forme de phosphate par une réaction phosphatasique acide. Ce processus permet ainsi à l'organisme de ne pas subir les effets nocifs de ces éléments.
D'après les résultats obtenus sur les deux autres espèces,on constate des variations qualitatives et quantitatives imputables en fait à la composition minérale des fluides environnants.En effet, nous avons pu mettre en évidence une remarquable concordance de la composition élémentaire de Calyptogena phaseoliformis avec celle du milieu où vivent ces colonies de Bivalves: fluides,sédiments et mineraux formés (6).En outre, nous avons aussi détecté dans ces organismes des éléments non signalés dans le milieu.

CONCLUSION.

Ce bref exposé relatif à quelques résultats obtenus en microanalyse, sur plusieurs espèces de Bivalves des zones profondes d'activité géologique intense, nous permet de faire ressortir quelques points importants. On montre à l'échelle cellulaire et subcellulaire,que ces organismes ont une grande capacité de concentration de nombreux métaux plus ou moins toxiques. Les organites cibles sont les lysosomes, mais aussi les bactéries contenues dans les bactériocytes. Le rôle prédominant joué par la branchie dans les processus d'échanges avec le milieu :capture,bioaccumulation et détoxification de ces composés métalliques, est démontré.
La comparaison des données relatives à la composition du milieu environnant avec celles relatives à la composition des tissus de ces organismes,permet de proposer ces Bivalves comme des indicateurs biologiques des phénomènes géochimiques associés aux zones hydrothermales profondes ou aux zones de subduction situées au large du Japon.

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Groupe de Recherches du CNRS " ECOPROPHYCE " (Ecosystèmes Profonds et Phénomènes Physico-Chimiques Associés).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Laubier L., Desbruyères D.,1984. Les oasis du fond des océans, La Recherche,161, 15, 1506-1518.

(2) Blanchard O.,1989. Etude microanalytique des structures et processus biogéochimiques relatifs aux organismes associés aux sources hydrothermales océaniques profondes.DESS de Microscopie analytique appliquée aux matériaux biologiques, Université Paris XII,67 p.

(3) Fiala-Médioni A., Metivier C., 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent bivalve Calyptogena magnifica,with a discussion of its nutrition, Marine Biology 90,215-222.

(4) Fiala-Medioni A., Le Pennec M.,Structural adaptations in the gill of the Japanese subduction zone bivalves (Vesicomyidae) Calyptogena phaseoliformis and Calyptogena laubieri, Oceanol.Acta 1988,11,2,185-192.

(5) Chassard-Bouchaud C.,Fiala-Médioni A., Galle P.,1986. Etude microanalytique de Bathymodiolus sp.(Mollusque Lamellibranche Mytilidae) provenant des sources hydrothermales de la Ride du Pacifique oriental. C.R.Acad.Sc.Paris,t.302,série III,n°4,117-124.

(6) Chassard-Bouchaud C.,Fiala-Médioni A.,Boumati P.,Escaig F.,Kleinbauer F.,Brissard J., Galle P.,1988. Calyptogena phaseoliformis (Mollusque Bivalve) indicateur biologique des phénomènes géochimiques, associés aux zones de subduction situées au large du Japon.C.R.Acad.Sci.Paris, t.306,série III, 237-244.

(7) Actes du Colloque " Les sources hydrothermales de la Ride du Pacifique oriental. Biologie et Ecologie" Institut Océanographique,Paris, 4-7 Novembre 1985.édité par L.Laubier, Oceanol. Acta 1988,n°8,1-233.

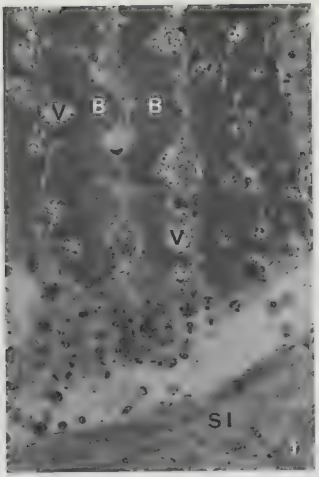
	Bathymodiolus thermophilus	*Calyptogena phaseoliformis*	*Calyptogena magnifica*
Soufre	5670 ± 480	1532 ± 118	1370 ± 110
Aluminium	L D	404 ± 102	1170 ± 116
Silicium	3210 ± 101	402 ± 112	2168 ± 156
Calcium	353 ± 39	668 ± 122	2384 ± 160
Fer	L D	514 ± 88	476 ± 92
Nickel	180 ± 170	338 ± 86	L D
Etain	234 ± 42	L D	266 ± 78
Baryum	580 ± 61	251 ± 21	234 ± 90
Plomb	85 ± 42	L D	68 ± 36
Phosphore	1402 ± 51	386 ± 106	740 ± 110
Thallium	L D	134 ± 94	L D
Zinc	L D	114 ± 94	L D
Chrome	L D	214 ± 168	896 ± 210
Argent	L D	L D	136 ± 72
Cesium	L D	L D	132 ± 108
Mercure	L D	L D	198 ± 108
Cobalt	L D	L D	100 ± 86

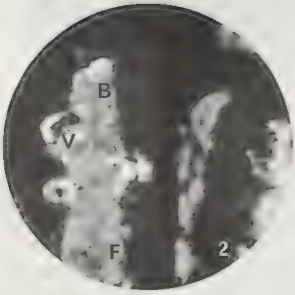
TABLEAU 1

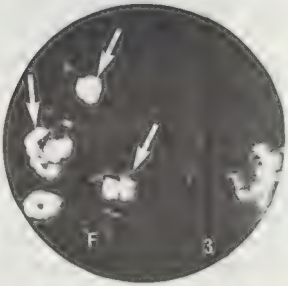
Eléments détectés dans les lysosomes des cellules epithéliales branchiales des trois espèces de Bivalves, par spectrométrie des rayons X (sonde CAMEBAX). Les valeurs correspondent aux nombres de chocs enregistrés pendant un temps de comptage de 100 secondes. L D: valeurs en dessous de la limite de détection.

Fig.1. *Calyptogena magnifica* , branchie.
Microscopie optique. Coupe transversale d'une lamelle branchiale montrant la base des filaments constitués de deux rangées de bacteriocytes (B) contenant des vacuoles (V) renfermant notamment du soufre. S.I.: septum interfilamentaire. G X 1200.

Fig.2 et 3. *Calyptogena magnifica* , branchie.
Microscopie ionique. Images ioniques obtenues sur la même coupe transversale de lamelle branchiale montrant les filaments (F). G X 800.
Fig.2: image $^{26}CN^-$ montrant la topographie de la coupe. B: bacteriocytes, V: vacuoles.
Fig.3. image $^{32}S^-$ montrant la présence d'importants dépots de soufre dans les vacuoles (flèches).


V
B
B
V
SI


B
V
F
2


F
3

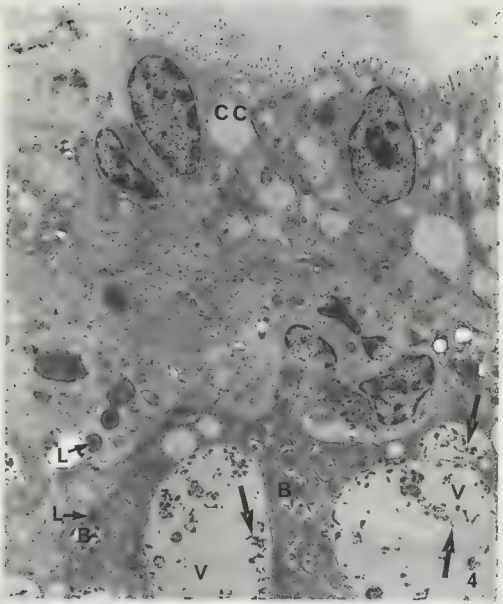


Fig.4. *Calyptogena magnifica* , branchie.
Microscopie electronique à transmission. Micrographie electronique de filament branchial montrant,d'une part la zone apicale formée de cellules ciliées (C C) et d'autre part, les bacteriocytes (B) renfermant des vacuoles (V) riches en inclusions constituées notamment de soufre (flèches). L: lysosomes . G X 6600.

Haliotis - vol. 10, 191-193, 1990

PREDATION DE LA PALOURDE JAPONAISE *RUDITAPES PHILIPPINARUM* PAR LE BALISTE *BALISTES CAPRICUS*.

R. ROBERT[1], F. ARTIGUENAVE[1] ET M. PARRA[2]

1. IFREMER, QUAI DU COMMANDANT SILHOUETTE, 33120 ARCACHON.
2. IBM, 2 RUE DU PROFESSEUR JOLYET, 33120 ARCACHON.

1988 s'avérait être, pour le bassin d'Arcachon, l'année d'un réel départ de l'élevage de la palourde Japonaise *Ruditapes phillipinarum*. Cinq millions de naissains étaient ainsi ensemencés, principalement au printemps, soit 4 à 5 fois plus que les années antérieures. La récolte théorique aurait dû avoisiner 50 tonnes en 1990, soit 1/10ème de la production nationale. Or d'importantes mortalités étaient signalées au cours de l'été 1988, 80% environ du cheptel ensemencé ayant été touché.

Trois hypothèses étaient avancées pour tenter d'expliquer ce phénomène:

1. Des erreurs zootechniques imputables aux vénériculteurs.

2. Une qualité douteuse du naissain ensemencé, peut être liée à la maladie des anneaux marrons déjà décelée à cette date dans certaines nourisseries.

3. Une prédation par la dorade ou le baliste, ce dernier étant rencontré en nombre non négligeable mais difficilement quantifiable dans le bassin d'Arcachon au cours des deux derniers étés particulièrement chauds: température de l'eau comprise entre 22 et 25°c.

Bien que principalement présent sur la côte ouest africaine, le baliste est néammoins signalé en Méditérannée et a été observé le long des côtes atlantiques de l'Europe jusqu'à l'Angleterre. Sa présence est également notée dans l'Atlantique ouest, de la Nouvelle Ecosse à l'Argentine. Trouvé en eau peu profonde,(<50m), il vit dans

les zones sableuses ou herbeuses ainsi que sur les fonds rocheux.

Afin de vérifier la véracité de cette dernière hypothèse, une étude en laboratoire de la prédation de la palourde par le baliste, *Balistes capricus* ou *carolinensis*, a été réalisée au cours de l'année 1989.

La relation taille du prédateur - taille de la proie a été recherchée. 5 classes de taille de palourdes (9-12mm, 12-17mm, 17-24mm, 24-28mm et 28-32mm ont été expérimentées avec 3 tailles de poissons, 25 cm (petit), 30cm (moyen) et 45cm (gros).

Trois types d'expérimentations ont été menées:

1. Recherche de la quantité maximum ingérée en fonction de la taille des palourdes, ces dernières étant disposées à même le fond de l'aquarium.

2. Recherche de cette même quantité dans des conditions normales d'élevage,à savoir des palourdes enfouies dans un sédiment sablo vaseux.

3. Recherche de techniques de protection: filet tendu, filet surelevé.....

Il existe une relation taille proie - taille prédateur assez marquée. Ainsi un petit baliste ne peut ingérer des palourdes de taille supérieure à 24mm. Pour cette même taille de proie seules 50% des palourdes sont prélevés par un baliste de taille moyenne. Par contre la prédation touche toutes les classes pour un baliste de 45cm.

La prédation est importante puisqu'un baliste est capable d'ingérer 200 à 300 palourdes en 24h, soit environ deux à trois fois plus que le crabe enragé *Carcinus maenas* sur des petites tailles (T6), 10 à 20 fois plus sur du demi élevage.

Le film présenté se décompose en deux parties:

1. Des palourdes de 25mm environ sont distribuées dans l'aquarium sans sédiment afin d'apprécier la technique et la vitesse de prédation, ainsi que les formes de cassure. Contrairement au crabe enragé qui ne casse qu'une extrémité des valves de la palourde, le baliste, doté d'une puissante dentition, éclate puis broie la coquille avant de la rejeter sous forme de menues brisures.

2. Des palourdes de même taille ont été enfouies dans du sédiment sablo vaseux plus ou moins dense. Deux techniques d'accès à la

nourriture ont été mises en évidence: le baliste "souffle" sur le sédiment, formant des cratères bien marqués sur le sol, ou il se couche sur celui ci en se frottant vigoureusement donnant ainsi au terrain l'aspect d'un champs labouré.

Ses différentes traces ont été observées au cours des étés 1988 et 1989 dans le bassin d'Arcachon sur des parcs démunis de protections horizontales.

Haliotis - vol. 10, 195-196, 1980

Aspects ultrastucturaux et fonctionnels des hémocytes de quatre familles de Bivalves(Ostreidae, Veneridae, Mytilidae, Pectinidae)

Monique HENRY *, Michel AUFFRET **
et Eve BOUCAUD-CAMOU ***

* SCEM et CERAM, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, BP C41, Av. Esc. N. Niemen, 13397 MARSEILLE CEDEX 13.
** Laboratoire de Biologie Marine, U.B.O., Faculté des Sciences, Av. Le Gorgeu, 29287 BREST CEDEX
*** Laboratoire de Zoologie, Université de Caen, 14032 CAEN CEDEX

Fine structure and functions of the haemocytes from four families of Bivalvia (Ostreidae, Veneridae, Mytilidae, Pectinidae)

Abstract

The haemocytes of marine Bivalvia have multiple functions related both to physiology (digestion-excretion) and pathology (internal defence mechanisms). The study of their fine structure and functions have been undertaken in different species to gain a better knowledge of the respective role of the different types.

The first results show common features for the different species and allowed us to arrange the haemocytes in three main groups :

- agranular haemocytes or large hyalinocytes or macrophages : the young stages are characterized by a spherical nucleus centrally located, large hyaloplasmic velum and numerous pseudopods. Mature or old stage have an irregular nucleus eccentrically located and contain many lysosomes.

- granular haemocytes or granulocytes. They have a spheric nucleus and numerous intracytoplasmic granules. 4 types of granules have been distinguished :

. basophilic granules (0.5-1 µm) with a clear core and a dense collar *(Ostrea, Crassostrea)* ;

. spheric or ovoid granules (0.3-0.6 µm) with an electron dense core and a clear collar *(Ruditapes philippinarum)*,

. acidophilic granules (0.6 µm) with a very contrasted homogenous matrix *(Crassostrea)*,

. electron dense polymorphous granules (0.5-2 µm) *(Ruditapes decussatus and R. philippinarum)*.

N.B. The two last types of granules are actually lysosomes : they contain acid phosphatase.

- Small hyalinocytes : they have a very small size (4 µm) and a high nucleoplasmic index.

In some species, however, as *Pecten maximus* we never found granulocytes although in other species as *Crassostrea gigas* a rare type, the acidophilic granulocyte occurs.

The *in vitro* behaviour of the haemocytes, which is likely to be related with their various functions, changes with respect to the species studied. Ostreidae haemocytes quickly adhere to the glass (15 min.) then migrate in an amoeboïd way and agglutinate. *Pecten* amoebocytes agglutinate first, then spread and migrate.

The phagocytic activity has been followed both *in vivo* and *in vitro* as well for the granulocyte as for the macrophage. Experimental ingestion of latex balls and digestion of

bacteria and dead cells were observed. The phagocytic capacity -key process in the internal defence mechanisms- should be related to the occurrence of lytic enzymes either in the granules of the granulocytes or in the Golgi apparatus of the macrophages. Bivalvia haemocytes store glycogen ; they are considered to be involved in the glycogen transport to the organs.

Résumé

Les hémocytes des bivalves marins ont des fonctions multiples dans la physiologie normale (digestion-excretion) et pathologique (défense de l'organisme) des individus. Leur étude ultrastructurale et fonctionnelle dans différentes espèces (*Crassostrea gigas, Ostrea edulis, Ruditapes decussatus, Ruditapes philippinarum, Mytilus edulis* et *Pecten maximus*) a été entreprise pour tenter de progresser dans la connaissance du rôle imparti à chaque catégorie cellulaire.

Les résultats montrent des similitudes générales entre les espèces et permettent de regrouper les hémocytes en trois grandes familles :

- les hémocytes agranulaires ou grands hyalinocytes ou encore macrophages : les stades les plus jeunes sont caractérisés par un noyau central arrondi, de grands voiles hyaloplasmiques et de nombreux pseudopodes. Les stades mûrs et agés ont un noyau irrégulier excentré et un cytoplasme empli de lysosomes.

- les hémocytes granulaires ou granulocytes : ils ont un noyau arrondi et de nombreux granules cytoplasmiques. Nous avons distingué 4 types de granules :

. ***granules basophiles*** (0.5 à 1.0 µm), clairs au centre, possédant un mince liséré dense périphérique (*Ostrea, Crassostrea*);

. ***granules ronds ou ovales*** (0.3 à 0.6 µm), denses au centre et entourés d'un halo clair (*Ruditapes philippinarum*);

. ***granules ronds acidophiles*** (0.6 µm) à matrice homogène fortement contrastée *(Crassostrea)*;

. ***granules denses polymorphes*** (0.5 à 2 µm) *(R. decussatus* et *philippinarum).*

Les deux premiers types de granules sont des lysosomes : ils contiennent de la phosphatase acide.

- les petits hyalinocytes : ils sont de très petite taille (4 µm) et ont un fort rapport nucléocytoplasmique.

Toutefois dans certaines espèces, telles que *Pecten*, nous n'avons jamais observé de granulocytes alors que dans d'autres, telles *Crassostrea*, existe un type rare, le granulocyte acidophile.

Le comportement des hémocytes *in vitro* varie selon l'espèce étudiée. Chez les *Ostreïdae* ils adhèrent rapidement au verre (15 min.) puis migrent par des mouvements amœboïdes; dans un deuxième temps les hémocytes s'agglutinent. Chez *Pecten* ils forment instantanément des agrégats et secondairement s'étalent puis migrent. Ce comportement des hémocytes *in vitro* est très vraisemblablement en relation avec leurs diverses capacités fonctionnelles.

L'activité phagocytaire des hémocytes a été suivie *in vivo* et *in vitro*, aussi bien au niveau des granulocytes *(Ostrea)* que des macrophages *(Pecten)*. L'ingestion expérimentale de billes de latex et la digestion de bactéries et de cellules lysées ont été observées. Corrélativement une activité phosphatasique acide a été montrée dans des granules de granulocytes et dans l'appareil de Golgi de macrophages.

Les hémocytes de bivalves sont également un site de stockage du glycogène; leur intervention dans le transport aux organes des réserves glycogéniques a été postulée.

Ultrastructure et cytochimie des cellules stomacales du Mollusque Bivalve *Pecten maximus* (L.)

Monique HENRY *◊, Eve BOUCAUD-CAMOU **, Claude DONADEY *◊ et Madeleine SARREMEJEANNE ◊

* CERAM, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, Av. Esc. N. Niemen, 13397 MARSEILLE CEDEX 13.
◊ Service Commun de préparation d'échantillons pour la Microscopie Electronique, Faculté des Sciences Saint-Jérôme, BP C41, Av. Esc. N. Niemen, 13397 MARSEILLE CEDEX 13
** Laboratoire de Zoologie, Université de Caen, 14032 CAEN CEDEX

Fine structure and cytochemistry of the stomach cells of the bivalve mollusc *Pecten maximus* (L.)

Abstract

The stomach of the adult and juvenile *Pecten maximus* has been studied by electron microscopy and histoenzymology.

Glucanases and non specific proteases were investigated by substratre-film methods. Esterase, glycosidase and peptidase activities were tested on synthetic substrates (azo-dye precipitation method). Amylase activity was found in the lumen of the stomach, in the crystalline style and in some epithelial cells. Non-specific esterases were found in the epithelial cells. The apical part of the cells display a high acid phosphatasic activity whereas alkaline phosphatase was not found at this level. Aminopeptidase I was also found at the apex of the cell. Dipeptidylaminopeptidase IV activity was localized in the epithelium cells close to the opening of the digestive ducts.

The stomach epithelium is formed by high ciliated cells. At the level of the gastric shield a thick chitinous cuticle is present.

Two cell types were recognized in the stomach epithelium : A and B types.

Type A cells display a high pinocytotic activity. They are characterized by numerous small dictyosomes with a horse-shoe arrangement. They also contain many lysosomes in their apical part and numerous lipid droplets.

Type B cells have a developed rough endoplasmic reticulum, a prominent Golgi apparatus and they contain numerous spheric granules : the smallest are very electron dense, the largest less contrasted. Large autophagic vacuoles often occur. Type B cells thus display a high secretory activity. Their basal part contains numerous mitochondria. Underlying the stomach epithelium, many nerve endings and macrophages occur.

This study is in progress to precisely state the actual functions of the different cell types and of the different stomach areas.

Résumé

L'estomac de la coquille Saint-Jacques adulte et juvénile, *Pecten maximus*, a été étudié à l'échelle ultrastructurale et cytochimique.

La recherche des glucanases et des protéases non spécifiques a été effectuée par les méthodes d'empreinte; les activités estérasiques, glucosidasiques et peptidasiques sont détectées par précipitation. L'amylase a été localisée dans l'estomac, au niveau de la lumière, du stylet stomacal et de certaines cellules glandulaires de son épithélium. Les estérases non spécifiques y sont également présentes; la partie apicale des cellules montre une forte activité phosphatasique acide alors que l'activité phosphatasique alcaline est négative. L'aminopeptidase M est localisée

à l'apex cellulaire et la DAP IV est détectée dans l'épithélium jouxtant l'ouverture des conduits de la glande digestive.

A l'échelle ultrastructurale l'épithélium stomacal est constitué par de hautes cellules ciliées recouvertes au niveau du bouclier gastrique d'une épaisse cuticule de chitine.

Les deux grands types cellulaires les plus représentés sont désignés type A et type B.

Les cellules de type A ont une forte activité pinocytaire; elles sont caractérisées par des appareils de Golgi petits, nombreux, souvent disposés en fer à cheval. Elles contiennent d'abondants lysosomes fréquemment accumulés en région sub-apicale et de très nombreux globules lipidiques.

Les cellules de type B ont un ergastoplasme en lamelles concentriques très important, un volumineux appareil de Golgi et des granules intracytoplasmiques denses et sphériques très abondants: les plus petits sont très fortement contrastés, les gros sont moyennement denses aux électrons. De volumineuses vacuoles autophagiques sont souvent présentes. Les cellules de type B ont donc une forte activité sécrétoire. Leur région basale est peuplée de nombreuses mitochondries. Sous l'épithélium stomacal affleurent de nombreuses terminaisons nerveuses et des macrophages.

L'étude actuelle se poursuit pour cerner la spécialisation fonctionnelle des diverses cellules et régions stomacales.

A LA MEMOIRE D'EVELINE DU BOIS-REYMOND MARCUS (1901-1990)

Institut de Sciences biologiques de l'université de Sao-Paulo - Brésil

par Claude-Henri Poizat* et Nardo Vicente**

* Secrétaire général de la Société française de malacologie

** Président de la Société française de malacologie

CERAM

Faculté des sciences et techniques de St-Jérôme

13397 Marseille Cédex 13 - France

Les malacologistes français ont ressenti avec beaucoup de tristesse et de nostalgie la disparition du Dr Eveline du Bois-Reymond Marcus, le 31 janvier 1990, à l'âge de 88 ans, à Sao-Paulo, Brésil. Ceux de l'Université marseillaise dans son ensemble ou de la Fondation océanographique Ricard qui la connaissaient et qui l'estimaient, l'appelaient affectueusement Eveline.

Eveline du Bois-Reymond est née le 6 octobre 1901 à Berlin. Elle était la fille de René du Bois-Reymond et petite fille de Emile du Bois-Reymond, tous deux professeurs de physiologie à l'université de Berlin. Un tel contexte familial explique que dès l'âge de dix ans, elle commence à observer de petits animaux d'eau douce (des Daphnies) avec le microscope que son père avait acquis en 1885 !

En 1918 et 1919, elle suit des cours de techniques médicales de laboratoire. De 1920 à 1923, elle occupe un poste de technicien à l'hôpital universitaire de Bonn où elle pratique entre autres techniques, la microphotographie pour illustrer le livre sur la polarisation que prépare le Pr Wilhelm Schmidt.

En 1923-24, elle assiste à des cours de zoologie sur les invertébrés à l'université de Berlin où elle rencontre Ernst Marcus. Le 11 mars 1924, elle l'épouse et le seconde alors dans ses recherches à l'Institut de zoologie. Le Dr Ernst Marcus devient professeur en 1929.

Quand Hitler prend le pouvoir en Allemagne en 1933, les Juifs sont privés de leur emploi, exception faite pour ceux que le maréchal Hindenburg, président du Reich, protège du fait de leur statut. C'est le cas du Pr Ernst Marcus qui était un héros de la Première guerre mondiale (1914-1918), ayant obtenu dans la Cavalerie la Croix de Fer de première classe, une très haute distinction en Allemagne. Malheureusement, après la mort du maréchal, même les "héros" furent persécutés et le couple en subit toutes les conséquences. Heureusement le Pr Ernst Marcus obtient un poste à la nouvelle université de Sao-Paulo (faculté de philosophie, sciences et lettres)... Eveline et Ernst devant apprendre le portugais en quelques semaines ! En 1936, Ernst occupe de façon définitive la chaire de zoologie. Il se retire en 1963 à l'âge de 70 ans, mais disparaît en 1968. Eveline et Ernst avaient obtenu la nationalité brésilienne en 1940.

Dès 1924, Eveline Marcus travaille (bénévolement) à plein temps sur la plupart des invertébrés marins : Protozoaires, Coelentérés, Turbellariés, Némertes, Oligochètes, Archiannélides, Malacopodes, Pantopodes, Tardigrades, Gastropodes, pratiquant de multiples techniques et exécutant les milliers de dessins nécessaires aux publications de Ernst. Descendante de l'artiste Daniel Chodowiecki, Eveline Marcus était excellente dans le dessin scientifique.

Au Brésil, les époux Marcus trouvent des conditions idéales à la recherche de petits invertébrés presqu'inconnus. Bien que n'occupant pas d'emploi et ne recevant pas de salaire, Eveline Marcus assure sa part de responsabilités dans le département de zoologie : direction de doctorats, récoltes et préparations pour le musée et les cours ; organisation et réalisation de posters en couleur, uniques au monde, pour l'enseignement. De 1924 à 1970, la liste des travaux du couple Marcus, soit isolément, soit ensemble, va s'élever jusqu'à 220 publications. De 1970 à 1987, Eveline Marcus, alors seule, va en rajouter 33 de plus, la plupart sur les mollusques gastéropodes. Tous ces travaux ont été publiés en Belgique, au Brésil, au Danemark, en France, en Allemagne, en Angleterre, à Madère, aux Pays-Bas, en Norvège, en Suède et aux U.S.A. Après la mort de son mari, Eveline Marcus continue chaque jour à travailler à l'Institut, principalement sur les Opisthobranches des eaux chaudes de l'Ouest Atlantique. Elle aide l'équipe scientifique par ses conseils, ses traductions de documents allemands et anglais. Eveline se consacre aussi beaucoup à des collections d'invertébrés qui lui sont envoyés par la Rosenstiel school à Miami, la smithsoniam Institution à Washington, le laboratoire des sciences de la mer à Recife-Pernambuco et aussi, par l'université de Tel Aviv en Israël. Elle rédige un catalogue concernant les Opisthobranches de l'Ouest Atlantique, le réalisant par fractions dont dix sont publiées.

A partir de 1969, Eveline Marcus voyage presque chaque année pour rencontrer des collègues, surtout en Europe et en Amérique du Nord : en 1969 à l'université du Maryland pour y enseigner des techniques adaptées aux gastéropodes Opisthobranches ; en 1970, au symposium du Libbie Henrietta Hymam Memorial à Chicago. En 1974, elle vient en Allemagne, à l'université de Münster et en Suède, où elle demeure plusieurs jours à la station zoologique de Kristineberg, sur la côte du Skagerrak ; le regretté Pr Bertil Swedmark, directeur du laboratoire, la présente à ses nouveaux amis marseillais qu'elle retrouve alors en août 1978 à la faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme (Marseille) et qu'elle accompagne à Brest pour participer avec eux au 1er congrès franco-anglais de malacologie (septembre 1978). Chaque année alors, de 1978 à 1985, au cours de son périple autour du monde, Eveline prend l'habitude de venir à Marseille. Dans notre laboratoire de biologie marine de Saint-Jérôme, elle corrige des manuscrits, elle étudie des collections d'Opisthobranches. Elle se rend aussi à plusieurs reprises à l'île des Embiez (Var) pour y rencontrer les chercheurs de la Fondation océanographique Ricard et s'initier à l'aquaculture.

En 1973, elle avait été promue membre honoraire de la société brésilienne de malacologie ; en 1979, elle devenait membre honoraire de la société malacologique de Londres. En 1976, elle reçoit aussi le titre de docteur honoris causa de l'université de Sao-Paulo. En juillet 1986, à Monterey, California, U.S.A., l'American Malacological Union célébrait les 85 ans d'Eveline Marcus par un symposium sur la biologie des Opisthobranches. En cette occasion, elle prenait la parole en public pour la dernière fois, présentant son ultime publication parue en 1987 dans l'American Malacological bulletin n° 5 (2) : 183-184 (Selected recollections from my life). A notre demande, l'université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille lui confère le titre de docteur honoris causa, par arrêté du ministre de l'Education nationale en date du 18 mars 1985. Malheureusement, à cause d'un grave accident survenu en Hollande, au mois de juillet 1986 (rupture du col du fémur), Eveline Marcus est hospitalisée et immobilisée plusieurs mois durant ; et ce n'est que le 23 mai 1988 que le président de l'université d'Aix-Marseille 3, le Pr Capella, en visite au Brésil, lui remet son diplôme de docteur honoris causa à Sao-Paulo.

Eveline Marcus, tout comme son mari, ne manquait pas d'humour, même dans le travail scientifique. C'est ainsi que pour "baptiser" des espèces nouvelles, ils évitaient d'utiliser des mots rappelant des caractéristiques morphologiques et au contraire se servaient de "mots qui sonnaient bien" ou de mots qu'ils aimaient ou encore d'anecdotes. Par exemple, pour inventer le nom générique d'un gastéropode Opisthobranche dénommé Piseinotecus, ils avaient repris une phrase portugaise relatant un événement amusant (une amie avait marché sur leur chien) : Pisei (en Portugais : j'ai marché) ; no (en Portugais : sur) ; Técus (le nom du chien). On pourrait trouver beaucoup d'autres exemples du même style !

Eveline Marcus était très soucieuse du respect de la nature, de l'environnement et des animaux. Elle était très attachée aux chats, aux mammifères marins, aux flamants roses et elle adorait les plantes, comparant sans cesse celles qu'elle voyait au Brésil, en Allemagne ou en Provence au cours de ses longs voyages. Elle adorait prendre l'avion et bien que "weight watcher" comme elle disait (elle surveillait son poids), elle adorait consommer des glaces ! compensant l'excès de calories par du fromage blanc à zéro pour cent. C'était certainement un "monstre" scientifique pour ceux qui ne la connaissaient pas, mais en fait elle était merveilleusement humaine.

Dans ses dernières années, Eveline a paru très marquée par ses pertes de mémoire, souffrant énormément de ne plus pouvoir reconnaître les gens lors des réunions scientifiques. Elle luttait avec courage contre cette évolution "due au grand âge"... par la lecture de livres en Anglais et même en Français. Elle tournait toujours son état en dérision avec sa formule habituelle : "ce sont des choses qui arrivent !"

Eveline restait très attachée à tous ses amis, anciens ou récents, essayant de mettre en rapport les premiers avec les seconds. Elle avait tissé toute une chaîne de relations fondées sur l'amour de son prochain et elle entretenait tout celà grâce à un fantastique courrier !

Tous les chercheurs, les biologistes, ou tout simplement tous les amis d'Eveline éparpillés à travers le monde, ne l'oublieront jamais et surtout pas son visage rayonnant d'une grande bonté. En tout cas les chercheurs et notamment les malacologistes ne pourront oublier son oeuvre scientifique, ni celle de son mari.

LISTE DES TITRES ET TRAVAUX D'EVELINE DU BOIS-REYMOND MARCUS

Cette liste figure dans son dossier de demande du titre de docteur honoris causa de l'université d'Aix-Marseille. Elle est également publiée (sauf les 2 derniers articles datés de 1986 et 1987) dans le Boletim de Zoologia n° 10, 1986 (Université de Sao-Paulo, Brésil) imprimé en son honneur.

Ev. M. 1943. Protozoa associados a vermes limnicos. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 15 359-371, 2 t.

Ev. M. 1944. Sôbre Tardígrados Brasileiros. Comun.zool.Mus. Hist.nat. Montevideo, 1(13):1-20.

Ev. M. 1944. Notes on fresh-water Oligochaeta from Brazil . Comun.zool.Mus.Hist.nat. Montevideo, 1(20):1-18.

Ev. M. 1946. On a new Brazilian form of Fredericella sultana, etc .. Comun.zool.Mus.Hist.nat. Montevideo, 2(31):1-10.

Ev. M. 1946. On a new Archiannelid, Saccocirrus gabriellae... Comun.zool.Mus.Hist.nat. Montevideo, 2(37):1-6.

Ev. M. 1947. Naidids and Tubificids from Brazil. Comun.zool. Mus.Hist.nat. Montevideo, 2(44):1-28.

Ev. M. 1947. Nerilla mediterranea from Brazil. Comun.zool. Mus.Hist.nat. Montevideo, 2(45):1-6.

Ev. M. 1948.An Amazonian Heteronemertine. Bolm Fac.Fil.Ciênc. Letr., Zool., 13:93-109.

Ev. M. 1948. Further Archiannelids from Brazil. Comun.zool. Mus.Hist.nat. Montevideo, 2(48):1-17.

Ev. M. 1949. Further notes on Naidids, ... Comun.Zool.Mus. Hist.nat. Montevideo, 3(51):1-11.

Ev. M. 1949. Phoronis ovalis from Brazil. Bolm Fac.Fil.Ciênc. Letr., Zool., 14:157-172.

Ev. M. 1950. A marine Tubificid from Brazil. Comun.zool.Mus. Hist.nat. Montevideo, 3(59):1-6.

Ev. M. 1950. A new loxosomatid from Brazil. Bolm Fac.Fil. Ciênc,Letr., Zool., 15:193-202.

Ev. M. 1951. On South American Geoplanids.Bolm Fac.Fil.Ciênc. Letr., Zool., 16:217-256.

Ev. M. 1951. Two Freshwater Turbellaria from Natal. Ann. Na - tal Mus., 12(1):73-80.

E. + Ev. M. 1951. Contributions to the Natural History of Brazilian Turbellaria. Comun.zool.Mus.Hist.nat. Montevideo 3(62):1-25.

Ev. M. 1952. A Hermaphrodite Pantopod. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 24:23-30.

Ev. M. 1952. On South American Malacopoda. Bolm Fac.Fil.Ciênc Letr., Zool., 17:189-209.

Ev. M. 1952. A new Tubificid from the Bay of Montevideo.Comun zool.Mus.Hist.nat. Montevideo, 3(56):1-6, 1949.

Ev. M. 1953. Some South American Triclads. Anais Acad. bras. Ciênc., Rio de Janeiro, 25:65-78.

Ev. M. 1953. The Opisthobranch Pseudovermis. Bolm Fac.Fil. Ciênc.Letr., Zool., 18:109-127.

Ev. M. 1953. Bryozoa from Lake Titicaca. Bolm Fac.Fil. Ciênc. Letr., Zool., 18:149-163.

E. + Ev. M. 1954. The Nudibranch Rhodope from South America. Comun.zool.Mus.Hist.nat. Montevideo, 4(68):1-8.

E. + Ev. M. 1954. Über Philinoglossacea und Acochlidiacea. Kieler Meeresforsch., Kiel, 10:215-223.

Ev. M. 1955. Chave dos Polycladida do Litoral de São Paulo . Bolm Fac.Fil.Ciênc.Letr., Zool., 19:281-288.

E.+ Ev. M. 1955. A new Peripatus from Minas Gerais, Brazil. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 27:189-193.

E. + Ev. M. 1955. Über Sandopisthobranchier. Kieler Meeres- forsch., Kiel, 11:230-243.

Ev. M. 1955.Polyzoa. Percy Sladen Trust Exp. Lake Titicaca . Trans.Linn.Soc., London, ser. 3, 1(3):355-357.

Ev. M. 1955. On Turbellaria and Polygordius from the Brazi - lian Coast. Bolm Fac.Fil.Ciênc.Letr., Zool., 20:19-53.

E. + Ev. M. 1956. On two Sacoglossan Slugs from Brazil. Am. Mus.Novit., New York, (1796):1-21.

E. + Ev. M. 1954. On Onchidella indolens (Gould, 1852) . Bolm Inst.Oceanogr., Rio de Janeiro, 5:87-94.

E. + Ev. M. 1956. On the Tectibranch Gastropod Cylindrobulla. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 28:119-128.

E. + Ev. M. 1955. Sea-hares and side-gilled slugs from Bra - zil. Bolm Inst.Oceanogr., Rio de Janeiro, 6:3-49.

Ev. M. 1957. On Turbellaria. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 29:153-191.

Ev. M. 1957. Neue Entoprocten aus der Gegend von Santos.Zool. Anz., Leipzig, 159:68-75.

E. + Ev. M. 1957. Turbellaria. Expl. Hydrobiol. Lacs. Kivu , Edouard et Albert. Res. Sci. v. 3(2):27-52.

E. + Ev. M. 1957. On Phyllaplysia engeli. Basteria, Leiden, 21(4-5):53-66.

Ev. M. 1958. On some Prosobranchia from the coast of São Pau - lo. Bolm Inst.Oceanogr., S. Paulo, 7:3-29, 1956.

Ev. M. 1958. Vallicula multiformis Rankin, 1956, from Brazil. Bolm Inst.Oceanogr., S. Paulo, 7:87-91, 1956.

E. + Ev. M. 1958. Opisthobranchia aus dem Schill von Helgoland Kieler Meeresforsch., Kiel, 14:91-96

Ev. M. 1958. On South American Turbellaria. Anais Acad.bras. Ciênc., Rio de Janeiro, 30:291-347.

Ev. M. 1958 Ein neuer Pantopode aus Foraminiferensand. Kie - ler Meeresforsch., Kiel, 15:105-107.
E. + Ev. M. 1959. Notes on Aplysia. Bolm Inst.Oceanogr., S. Paulo, 8:3-21, 1957
E. + Ev. M. 1959. Studies on Olividae. Bolm Fac. Fil. Ciênc. Letr., Zool., 22:99-188.
E + Ev. M. 1959. On the reproduction of Olivella. Bolm Fac. Fil.Ciênc.Letr., Zool., 22:189-200.
E. + Ev. M. 1959. Turbellaria from Madeira and the Azores . Lunds University Expedition, Report 3, 1957. Bolm Mus. munic. Funchal, 12(30):15-42, 1959.
Ev. M. 1960. Tardigrada from Curaçao, Bonaire and Los Testi - gos. Stud. Fauna Curaçao, The Hague, 10:52-57.
E. + Ev. M. 1960. Opisthoranchia aus dem Roten Meer und von den Malediven. Ak. Wiss. Lit. Mainz Jg. 1959, nº 12, p 871-934.
Ev. M. 1960. Notes on the Fresh-Water polychaete Lycastopsis from Curaçao. Stud.Fauna Curaçao, The Hague, 10:58-63.
E. + Ev. M. 1960. Opisthobranchs from American-Atlantic warm waters. Bull.mar.Sci.Gulf Caribb., Coral Gables, 10:129 - 203.
E. + Ev. M. 1960. Some opisthobranchs from the Northwestern Gulf of Mexico. Publs Inst.mar.Sci.Univ.Texas, Austin, 6: 251-264, 1959.
E. + Ev. M. 1961. On Hastula cinerea. Bolm Fac.Fil.Ciênc.Letr Zool., 23:25-54, 1960.
E. + Ev. M. 1961. On Siphonaria hispida. Bolm Fac.Fil. Ciênc.Letr., Zool., 23:107-130, 1960.
E. + Ev. M. 1961. On Tricolia affinis cruenta. Bolm Fac.Fil. Ciênc.Letr., Zool., 23:171-198, 1960.
E. + Ev. M. 1961. On Coryphellina rubrolineata, etc. Proc. malac.Soc.Lond., London, 34:224-227.
E. + Ev. M. 1962. On Stylocheilus citrinus, etc. Proc.malac. Soc.Lond., London, 35:16-19.
E. + Ev. M. 1962. A new Species of Gnathodoridacea. Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 34:269-275.
E. + Ev. M. 1962. On lunuliform Bryozoa.Bolm Fac.Fil.Ciênc. Letr., Zool., 24:281-324.
E. + Ev. M. Opisthobranchs from Florida and the Virgin Is - lands. Bull.mar.Sci.Gulf Caribb. Coral Gables, 12:450-488.
E. + Ev. M. 1963. On Leucozonia nassa. Bolm Fac.Fil. Ciênc. Letr., Zool., 24:11-30, 1962.
E. + Ev. M. 1963. On Uncancylus ticagus. Bolm Fac.Fil.Ciênc. Letr., Zool., 24:217-254, 1962.
E. + Ev. M. 1963. Studies on Columbellidae. Bolm Fac.Fil. Ciênc.Letr., Zool., 24:335-402, 1962.
E. + Ev. M. 1963. A new Pycnogonum from Brazil. Bolm Inst. Oceanogr., S. Paulo, 12:3-10.
E. + Ev. M. 1963. Mesogastropoda von der Küste São Paulo . Abh.math.-naturw.Kl.Akad.Wiss.Mainz, p. 1-105.
E. + Ev. M. 1963. Opisthobranchs from the Lesser Antilles . Stud.Fauna Curaçao, The Hague, 19:1-76.
E. + Ev. M. 1964. On Brazilian supralitoral and Brackish water snails. Bolm Inst.Oceanogr., S. Paulo, 13:41-52,1963
E. + Ev. M. 1964. Verzeichnis der euthyneuren Meeresschnecken Brasiliens. Beitr.neotrop. Fauna, Jena, 3:195-206.
E. + Ev. M. 1964. On Cerithium atratum, etc. Bull. mar. Sci. Gulf Caribb., Coral Gables, 14:494-510.
E. + Ev. M. 1965. On Rissoina chesnelii (Michaud, 1830).Proc. malac.Soc.Lond., London, 36:163-172.
E. + Ev. M. 1965. On the Dove-Shell Anachis pulchella(Blainv.) Anais Acad.bras.Ciênc., Rio de Janeiro, 36:359-366.
E. - Ev. M. 1965. On Haliotinella patinaria. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 15:211-215.
E. - Ev. M. 1966. On Brazilian Supratidal and Estuarine Snails. Bolm Fac.Fil.Ciênc.Letr., Zool., 25:19-104, 1965.
E. + Ev. M. 1966. On two Ellobiidae from Southern Brazil . Bolm Fac.Fil.Ciênc.Letr., Zool., 25:425-466, 1965.
Ev. M. 1965. Drei neue neotropische Turbellarien. Sitz. Ber. Ges.Naturf.Fr. (N.F.), 5:129-135.
E. + Ev. M. 1966. Opisthoranchs from Tropical West Africa . Stud.Trop.Oceanogr., Miami, 4(9):152-208.
E. + Ev. M. 1966. Systematische Übersicht der Polykladen.Zool Beitr., Berlin, 12:319-344.
E. + Ev. M. 1967. American Opisthobranch Mollusks. Stud. Trop.Oceanogr., Miami, (6), 256 p.
E + Ev. M. 1967. Opisthobranchs from the Southwestern Carib- bean Sea. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 17:597-628.
E. + Ev. M. 1967. Some Opisthobranchs from Sapelo Island,Geor gia, U.S.A. Malacologia, Michigan, 6:199-222.

E. + Ev. M. 1968. Uber einige Suoulinidae (Pulmonata) von São Paulo. Beitr.neotrop.Fauna, Jena, 5:186-108
E. + Ev. M. 1968. On the Prosobranchs Ancilla dimidiata and Marginella fraterculus. Proc.malac.Soc.Lond., London, 38: 55-69.
E. + Ev. M. 1968. Polycladida from Curaçao and faunistically related regions. Stud.Fauna Curaçao, The Hague, 26:1-133.
E. + Ev. M. 1968. Neue Brasilianische Loxosomen. Zool. Beitr. N. F. Berlin, 14:203-212.
E. + Ev. M. 1968. Flabellina engeli, a new nudibranch from Curaçao. Beaufortia, Amsterdam, 15(200):139-142.
E. + Ev. M. 1969. Some Opisthobranchs from Ivory coast. Bull. Inst.fr.Afr.Noire, Dakar, ser. A, 30(4):1334-1352.
E. + Ev. M. 1969. Euthyneure Meeresschnecken Brasilien (2) . Beitr.neotrop.Fauna, Jena, 6(1):1-15.
E. + Ev. M. 1969. Opisthobranchian and Lamellarian Gastropods Collected by the "Vema". Am.Mus.Novit., New York, (2368):1 -33
E. + Ev. M. 1968. Ernst Marcus. Atti Soc.ital.Sci.nat., Milano, 108:7-12.
E. + Ev. M. 1970. Opisthobranch Mollusks from the Southern Tropical Pacific. Pacif.Sci., Honolulu, 24:155-179.
E. + Ev. M. 1970. Opisthobranchs from Curaçao and faunistically related regions. Stud. Fauna Curaçao, The Hague, 33: 1-129.
E. + Ev. M. 1970. Some Gastropods from Madagascar and West Mexico. Malacologia, Michigan, 10(1):181-223.
Ev. M. . Opisthobranchs from Northern Brazil. Bull.mar. Sci., Coral Gables, 20(4):922-951.
Ev. M. 1971. On some euthyneuran Gastropods from the Indian and Pacific Oceans. Proc.malac.Soc.Lond., London, 39:355 - 369.
Ev. M. 1972. On some Acteonidae (Gasteropoda Opisthobranchia) . Pap.Avuls Zool., S. Paulo, 25(19):167-188.
Ev. M. 1972. On some Opisthobranchs from Cananeia. Bolm Zool. Biol.mar., 27:207-228.
Ev. M. 1972. On some Opisthobranchs from Florida. Bull. mar. Sci., Coral Gables, 22(2):284-308.
Ev. M. 1972. Notes on some Opisthobranch gastropods from Chesapeake Bay. Chesapeake Sci., Solomons, 13(4):300-317.
Ev. M. 1972. On the Anaspidea (Gastropoda Opisthobranchia) of the Warm Waters of the Western Atlantic. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 22(4):841-874.
Ev. M. 1973. On the genus Bosellia (Mollusca Opisthobranchia). Bull.mar.Sci., Coral Gables, 23(4):811-823.
Ev. M. 1972. Lista dos Opisthobranchia (Mollusca Gastropoda) coletados pelo Laboratório de Ciências do Mar, Recife, Brasil. Trabhs Oceanogr.Univ.Fed.Pernambuco, Recife, 13:71-82
Ev. M. 1974. On some Cephalaspidea from the Western Atlantic. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 24(2):300-371, figs. 1-111.
Ev. Marcus & Hughes, H. 1974. Opisthobranch Molluscs from Barbados. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 24(3):498-532, figs. 1 -56.
Ev. M. 1975. On an Albinistic Nudibranch. Ciênc.Cult., S. Paulo, 27:893.
Ev. M. 1975. On Kentrodoris and Jorunna (Gastropoda Opisto - branchia). Bolm Zool., Univ. S.Paulo, 1:11-68, 49 figs.
Ev. M. 1976. A Taxonomic Survey of the Genus Toledonia Dall, 1902 (Opisthobranchia, Diaphanidae). Zool. Scripta , Stockholm, 5:25-33.
Ev. Marcus & Gallagher, S. 1976. A new species of Dendrodoris from Florida. Veliger, Berkeley, 18:353-356, figs. 1-9.
Ev. M. 1977. On the genus Tornatina and related forms. J. Moll.Stud., Reading, Suppl. 2, 35 p. 88 figs.
Ev. M. 1976.Opisthobranchia von Santa Marta, Colombia. Stud. Neotrop.Fauna, Amsterdam, 11:119-150, fig. 1-33.
Ev. M. 1976. Marine Euthyneuran Gastropods from Brazil (3). Stud.Neotrop.Fauna, Amsterdam, 11:5-23, figs. 1-14.
Ev. M. 1977.On a Pleurobranchid from the Mediterranean. Veliger, Berkeley, 19:418-421, 1 pl., 7 figs.
Ev. M. 1977. Adolf Remane, Dr. Phil., Dr. rer. nat. h. c.(10. VLLL. 1898 - 22. XLL. 1976). Ciênc.Cult., S. Paulo, 29 (4):481.
Edmunds, M. & Marcus, E. 1977.On Favorinus auritulus Marcus and Favorinus branchialis (Müller). J.Moll.Stud., Reading, 43:200-201.
Ev. M. 1977. An annotated Checklist of the Western Atlantic Warm Water Opisthobranchs. J.Moll.Stud., Reading, Suppl. 4:1-22.
Ev. M.1978. The Western Atlantic Species of Onchidella (Pulmonata). Sarsia, Bergen, 63:221-224, 15 figs.
Ev. M. 1978. On a new species of Bosellia. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 3:1-6, 5 figs.
Ev. M. 1979. The Atlantic species of Onchidella (Gastropoda Pulmonata), part. 2. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 4:1-38 , 56 figs.
Ev. M. 1979. Mollusca Opisthobranchia. Resultats Scientifiques des Campagnes de la Calypso, Paris, Masson. fasc. 11 131-137, 12 figs.

Ev. M. 1980. Review of Western Atlantic Elysiidae (Opistho - brancnia Ascoglossa) with a description of a new species of Elysia. Bull.mar.Sci., Coral Gables, 30:54-79, 60 figs.
Ev. M. 1982. Systematics of the genera of the Order Ascoglossa (Gastropoda). J.Moll.Stud., Reading, Suppl., in Press . 72 figs.
Ev. M. 1982. A Polyclad Turbellarian from Oysters in the Gulf of California. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 7:171-180, 12 figs.
Ev. M. 1983. The Western Atlantic Tritoniidae. Bolm Zool. , Univ. S. Paulo, 6:177-214, 80 figs.
Ev. Marcus & Gosliner, T. 1984. A Review of the Family Pleurobranchaeidae (Mollusca Opisthobranchia). Ann.S.Afr.Mus. ., Cape Town, 93(1):1-52, 25 figs.
Ev. M. 1984. Bryozoa. Manual de Identificação dos Invertebrados limnicos do Brasil. 66:1-26, 36 figs.
Ev. M. 1985. The Western Atlantic Warm Water Notaspidea (Gastropoda Opisthobranchia), part 2. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 8:43-76, 66 figs.
Ev. M. 1985. Notes on some Brazilian Bryozoa Ectoprocta. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 8:137-143, 5 figs.
Ev. M. 1985. Catalogue of the Western Atlantic Warm Water Opisthobranchia. 10: The Western Atlantic warm water Notaspidea. Part 3. Umbraculacea. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 9: 1-15, 25 figs.
Ev. M. 1985. On the genus Austrodoris (Mollusca Opisthobranchia) and a new Species. Bolm Zool., Univ. S. Paulo, 9:213 -223, 10 figs.
Ev. M., 1986. A second find of Pintaca camica d. B.-R. Marcus. 1955. Boletim de Zoologia 10 : 209-210.
Ev. M. 1987. Selected recollections from my life. American Malacological Bulletin 5 (2) : 183-184.

C. POIZAT
N. VICENTE

2 Feuilles volantes

MNHN_HALO - 1990 - TD20

COMITÉ DE LECTURE

Stephen Baghdiguian - CERAM. Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme - 13397 Marseille Cédex 13.

Alan Bebbington - Department of Sciences. Bristol Polytechnic. Redland Hill. Bristol BS 6 UZ - United Kingdom.

Siegfried von Boletzky - Laboratoire Arago 66650 Banyuls-sur-Mer. France.

Eve Boucau-Camou - Faculté des Sciences. Laboratoire de Zoologie - 14000 Caen. France.

Monique Henry - SCEM et CERAM. Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme - 13397 Marseille Cédex 13. France.

Marcel Le Pennec - Faculté des Sciences. Laboratoire de Zoologie, avenue Le Gorgeu - 29200 Brest. France.

Pierre Lubet - Faculté des Sciences. Laboratoire de Zoologie - 14000 Caen. France.

Albert Lucas - Faculté des Sciences. Laboratoire de Zoologie. Avenue Le Gorgeu - 29200 Brest. France.

Bernard Métivier - Muséum National d'Histoire Naturelle. 55, rue de Buffon 75005 Paris. France.

Claude Poizat - CERAM. Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme - 13397 Marseille Cédex 13. France.

Alain Riva - Fondation océanographique Ricard - Ile des Embiez - 83140 Six-Fours-les-Plages. France.

Simon Tillié - Muséum National d'Histoire Naturelle. 55, rue de Buffon - 75005 Paris. France.

Nardo Vicente - CERAM. Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme 13397 Marseille Cédex 13. France.

Direction de la Publication : N. Vicente, Président de la S.F.M.
Gérants du volume : Claude Poizat et Nardo Vicente
Imprimé à Marseille, à l'imprimerie spéciale Ricard - Dépôt légal : 1er trimestre 1991.

R 3968 2

1971

0 Algemeen.

0.00 Het coderingssysteem van het Houtinstituut.
0.00 Technische aanwijzing betreffende coderingssysteem.

I Houtbewerking - Houtbewerkingsmachines.

I.04 Heeft hoge snijsnelheid zin bij bandzaagmachines ?
I.04.00 Tandvorm en tandhoeken bij het zagen van beukehout met een bandzaagmachine.
I.04.00 Tandvorm en tandhoeken bij het zagen van vurehout met een bandzaagmachine.
I.04.00 Verspaningsomstandigheden bij het zagen van beukehout op een bandzaagmachine.
I.04.00 Verspaningsomstandigheden bij het zagen van vurehout op een bandzaagmachine.

I.05 De grootte van de te slijpen hoek aan een beitel voor het maken van een V groef.
I.05.00 Het verband tussen standtijd en snijsnelheid bij het frezen van spaanplaten al dan niet voorzien van kunststoflagen.
I.05.02 Afstelmethode voor het stellen van beitels op vierkante beitelblokken.
I.05.02 Het verband tussen het uitsteken van de beitel bij een vierkant beitelblok en de snijcirkeldiameter.

I.07.02 Schuurmaterialen.

II Slijpwerkzaamheden - Slijperijmachines.

II.00 Invloed van dikteverschillen van beitels bij het slijpen in pakket op de rechtheid van de snijkant.
II.00 Voor- en nadelen bij het slijpen van dunne schaafbeitels, enkel en in pakket.
II.01 Berekening voor de minimumverhouding in standtijd van gestelliteerde en niet gestelliteerde zagen in verband met de kostprijs.
II.02 Afmetingen van steuntrapjes voor het in pakketslijpen van beitels.

III Verbindingen - Verbindingsmiddelen.

III.01 Mini,- vingerlassen in timmerhout.
III.01.02 Verwerking van decoratieve Kunstharsfilms in snelpersen.

IV Hout - Houtprodukten.

IV.00 Het belang van de houtanatomie voor houtverwerkende industrieën.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

IV.00	Eiken, Europees.
IV.00	Grenen, Amerikaans.
IV.00	Iepen, Europees.
IV.00	Mahonie, Honduras.
IV.00	Manbarklak.
IV.00	Padoek, Afrikaans.
IV.00	Peren.
IV.00	Poerak.
IV.00	Red Balau.
IV.00	Vuren.
IV.00	Walaba.
IV.06	De geschiktheid van houtsoorten voor geveltimmerwerk.

V Houtdrogen - Houtstomen.

V.00	Basisbegrippen bij het drogen van hout.
V.00.01	Overwegingen bij de keuze van een methode om hout te drogen.
V.00.02	Bepaling van het vochtgehalte van hout met behulp van een electrische vochtmeter.
V.00.02	De K.V.T. 1968 en het vochtgehalte van hout voor timmerwerk.
V.04	Enige mogelijkheden om ongunstige klimaatomstandigheden in een meubelfabriek tegen te gaan.

VIII Houtverduurzaming.

VIII.01.01	Gribbel.
VIII.05	Lijst van houtverduurzamingsmiddelen voor het verduurzamen van geveltimmerwerk dat voorzien zal worden van een gebruikelijk verfsysteem, opgesteld op basis van een daarvoor ingestelde enquete.
VIII.05	Aanvulling op H.I. - T.N.O. mededelingen VIII.05

Februari 1971.

RIJKS DU MUSEUM GESCHIEDENIS

19 MAI 1992